

# Les *Earias* du cotonnier en Côte-d'Ivoire :

*Earias insulana* (Boisd.) ; *Earias biplaga* (Wlk.). (Lep. Noctuidæ Westermanniinæ)

## Variation de l'importance relative de chacune des espèces et variations morphologiques intraspécifiques

R. Couilloud

Entomologiste, Laboratoire d'élevage et de nutrition d'insectes,  
Centre de recherches du G.E.R.D.A.T., 34032 Montpellier Cedex.

### RÉSUMÉ

Les observations réalisées sur plusieurs années en milieu naturel permettent de définir les préférences climatiques de chaque espèce : *E. insulana*, eurytherme, apparaît beaucoup plus rustique qu'*E. biplaga* qui ne possède qu'une faible valence écologique.

La répartition spatiale mais également temporelle dans les zones de sympatrie de chaque espèce s'explique alors en fonction des variations des principaux facteurs climatiques. Les températures élevées représentent une limite à l'extension de l'aire géographique d'*E. biplaga* ; cette espèce peut cependant, à partir de sa zone biotique, recoloniser, chaque année, certaines régions lorsque les modifications de leur conditions climatiques se font dans un sens favorable : diminution des températures maximales consécutives à l'installation de la saison des pluies.

*E. insulana* ne s'accommode pas, au contraire, des fortes hygrométries caractéristiques, avec les faibles écarts de température, des zones biotiques d'*E. biplaga* ; ceci explique son absence des régions forestières équatoriales.

MOTS CLÉS : *Earias insulana*, *Earias biplaga*, bioclimatologie, écobiologie, cotonnier, Côte-d'Ivoire.

### INTRODUCTION

Le genre *Earias* Hb. appartient à la famille des Noctuidæ, sous-famille des Westermanniinæ. Cette sous-famille est absente des régions les plus septentrionales de l'Ancien Monde, pauvrement représentée dans les régions tempérées, mais compte plus de trois cents espèces dans les régions tropicales.

Le genre *Earias* compte vingt-quatre espèces dont le plus grand nombre est réparti de part et d'autre de l'équateur, entre les quarantièmes degrés de latitude nord et sud en Afrique, Asie, Europe méridionale et Australie ; le genre *Earias* est absent de l'ensemble du continent américain. Cette distribution correspond typiquement à une lignée gondwanienne orientale (JEANNEL, 1942) dont le caractère essentiel réside dans une répartition sur le pourtour de l'océan Indien depuis l'Afrique jusqu'à l'Australie avec extension, d'une part, dans l'est asiatique et, d'autre part, vers le Bassin méditerranéen.

Les espèces du genre *Earias*, qui revêtent une importance économique du fait des dégâts occasionnés aux plantes cultivées, cotonnier essentiellement, sont au nombre de cinq et constituent (PEARSON, 1958) des groupes géographiques d'espèces :

- Afrique, Arabie ;
- Indes, Ceylan et Orient ;
- Australasie.

Deux espèces, *E. insulana* Boisd. et *E. biplaga* Wlk., se rencontrent et coexistent bien souvent sur le continent africain dans des proportions variables suivant les conditions climatiques.

*E. biplaga* semble ainsi attaché aux zones subéquatoriales humides et tropicales, alors qu'*E. insulana*, plus largement répandu, se rencontre dans des régions à climat plus sec : zone

nord de l'Afrique depuis le Maroc jusqu'à l'Égypte, Somalie, Érythrée et plus au sud, descendant jusqu'aux zones tropicales de type soudanien.

Dans les zones tropicales mêmes, à climat contrasté à deux saisons, les deux espèces coexistent, mais leur répartition dans le temps, en fonction du degré d'humidité des saisons, semble également traduire des préférences différents vis-à-vis des conditions climatiques.

Ces deux espèces présentent, d'autre part, un important polymorphisme qui a abouti à la création par certains auteurs de nombreuses sous-espèces, variétés, formes ou types.

On reconnaît, aujourd'hui, quatre types chez *E. insulana* et trois chez *E. biplaga*.

Pour les différents auteurs qui se sont intéressés aux *Earias*, ravageurs des cultures cotonnières, les variations de « l'habitus » sont provoquées par des actions climatiques naturelles différenciant des générations vernalles et estivales pour les espèces vivant sous des climats assez contrastés ou des générations de saison humide et de saison sèche pour les espèces vivant sous un climat tropical.

En Côte-d'Ivoire, et plus précisément à Bouaké où se sont déroulées nos observations, les deux espèces coexistent dans des proportions variables suivant les saisons et sont, d'autre part, susceptibles de présenter les différents morphes propres à chaque espèce. Nous nous sommes attaché à préciser l'importance de différents facteurs climatiques cherchant à confirmer ou à infirmer le rôle du facteur humidité bien souvent mis en avant pour expliquer les différences de comportement entre les deux espèces.

### EARIAS INSULANA Boisd. ET EARIAS BIPLAGA Wlk.

L'« habitus » est un terme qui désigne l'aspect extérieur, principalement les ailes, c'est-à-dire la forme, les proportions, la silhouette et surtout les différentes colorations, les dessins et leurs arrangements (GUILLAUMIN et DESCIMON, 1976).

C'est précisément l'importante variabilité de l'habitus chez les deux espèces qui a été à l'origine de la création, par certains auteurs, de nombreuses sous-espèces, variétés, formes ou types rendant très imprécise la nomenclature du genre *Earias*.

La confusion intéressait principalement *E. insulana* dont au moins douze espèces décrites se sont révélées être des synonymes pour quatre seulement chez *E. biplaga*.

On reconnaît actuellement quatre variétés chez *E. insulana* et trois types chez *E. biplaga* :

*E. insulana* v. *insulana*, Boisd. = type vert uni (forme typique) ;  
» v. *anthophilana*, Snell. = type jaune ;

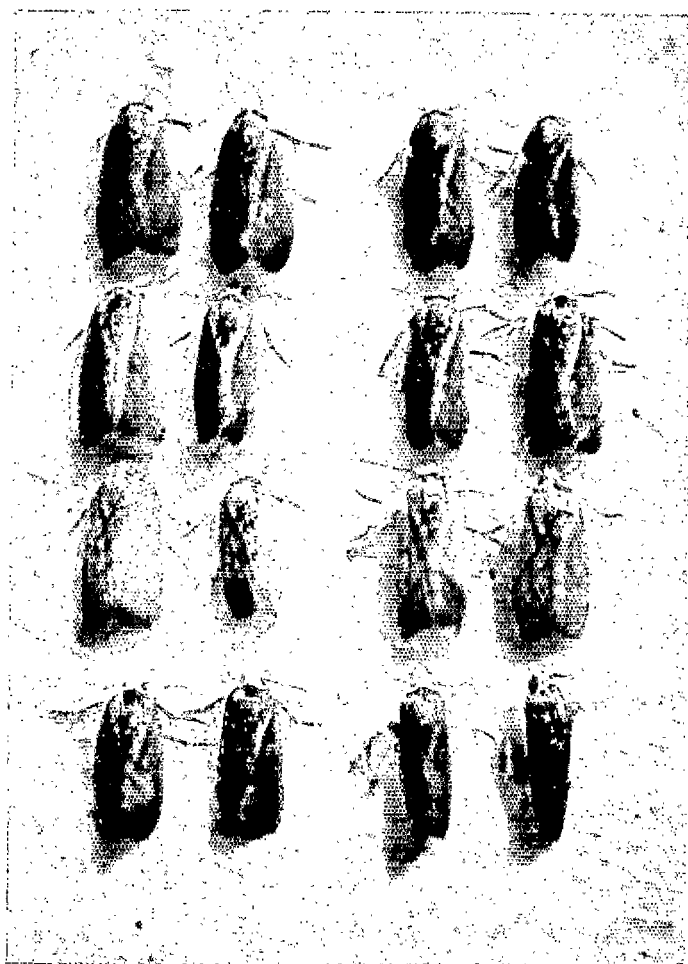
- » v. *ochreimargo*, Warren. = type marginé ;
- » v. *semifascia*, Warren. = type à taches.

*E. biplaga* type de saison humide ;  
» type de saison sèche ;  
» type de saison intermédiaire.

Les photographies 1 et 2 représentent l'ensemble des variétés et des types de chacune des deux espèces, tous recensés à Bouaké.

Russo (1940) donne des différents organes, chez *E. insulana* et chez *E. biplaga*, une description morphologique et anatomique détaillée permettant de différencier les deux espèces.

COUILLAUD (1978) caractérise les variations chromatiques des différentes morphes des adultes des deux espèces et dresse la liste des critères, chez l'adulte et chez la chenille, permettant de différencier les deux espèces sans confusion possible.



(Photo J.-C. FOLLIN).

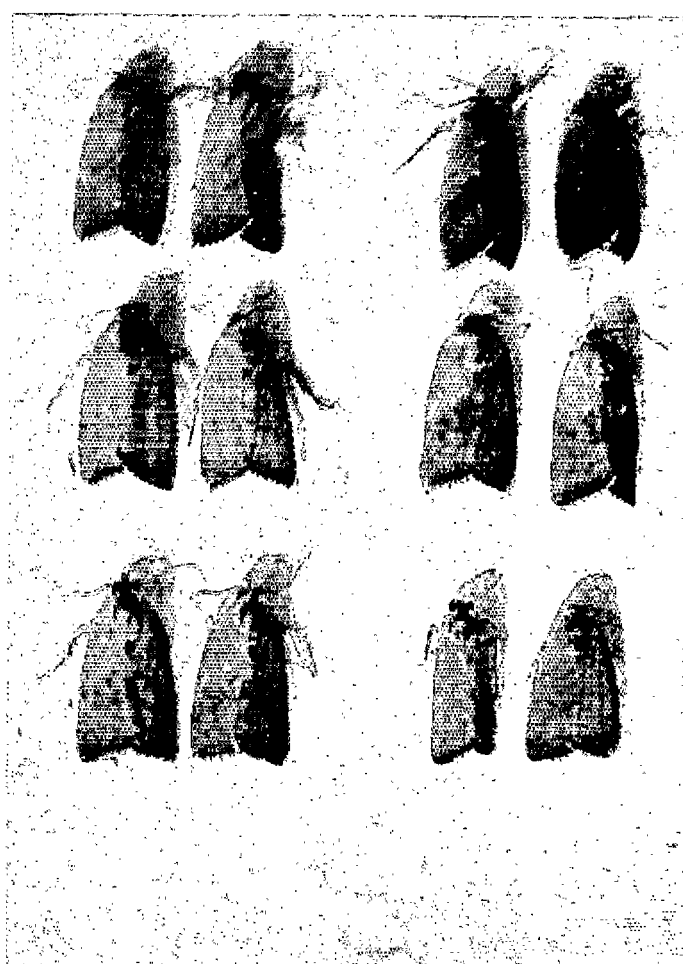
0 1 cm

FIG. 1. — *Earias insulana* Boisduval.

De haut en bas :

- Variation chromatique vert uni ou *insulana*, Boisduval.
- Variation chromatique marginé ou *ochreimargo*, Warren.
- Variation chromatique jaune ou *anthophilana*, Snell.
- Variation chromatique vert à taches ou *semifascia*, Warren.

A droite : mâles. A gauche : femelles.



(Photo J.-C. FOLLIN).

0 1 cm

FIG. 2. — *Earias biplaga* Walker.

De haut en bas :

- Variation chromatique de saison humide.
- Variation chromatique de saison intermédiaire.
- Variation chromatique de saison sèche.

A droite : femelles. A gauche : mâles.

### DONNÉES SUR LA RÉPARTITION DES *EARIAS* EN AFRIQUE DE L'OUEST

Au cours des diverses études réalisées sur les espèces nuisibles au cotonnier, en Afrique au nord de l'équateur, les auteurs ont rapidement été amenés à constater que, pour *E. insulana* et *E. biplaga*, les différences de répartition géographique étaient liées à des modifications des conditions climatiques.

L'affirmation que l'optimum bioclimatique de chacune de ces deux espèces est différent, ne provient pas d'une étude précise de l'influence des principaux éléments du climat (température, humidité relative de l'air, évaporation, ensoleillement) sur l'insecte lui-même, mais découle simplement d'un ensemble de constatations faites, ici et là, par les différents auteurs.

Le recensement des données fournies par la littérature : STOREY, 1914; VAYSSIÈRE *et al.*, 1925; DUGAST, 1949; POINTEL, 1955; GALICHET, 1957; PEARSON, 1958; COUILLON, 1964; RIPPER *et al.*, 1965; ANGELINI, 1968; SCHMUTTERER, 1969; LE RUMEUR, 1973; DELATRE, 1973; NGUYEN-BAN, 1973, 1977; REEDS, 1974; EL SAADANY *et al.*, 1975; EL SHARAWY, 1975, nous permet d'envisager de la façon suivante les préférences de chacune de ces espèces : *E. biplaga* est inféodé à des climats chauds et humides, alors qu'*E. insulana* préférerait des conditions hygrométriques plus basses.

En Afrique de l'Ouest, au sud du Sahara, en progressant depuis les pays de la partie septentrionale sahélo-saharienne jusqu'aux zones tropicales humides, nous constatons que l'importance d'*E. insulana* diminue alors que celle d'*E. biplaga* augmente : — au Soudan, Mali, Haute-Volta, *E. insulana* est, des deux espèces, la plus importante, celle dont la présence se pro-

longe le plus et dont les populations sont les plus nombreuses :

- en progressant vers le sud, du 10° au 7° parallèle, soit en traversant la zone cotonnière de la Côte-d'Ivoire, on se rapproche d'un équilibre numérique entre les deux espèces ;
- enfin, en pénétrant en zone forestière et en descendant jusqu'à la côte du golfe de Guinée, *E. insulana* disparaît progressivement, en même temps d'ailleurs que la culture cotonnière, et seul *E. biplaga* persiste, effectuant alors la totalité de son cycle de développement sur cacaoyer auquel il peut causer des dégâts importants.

La succession des climats rencontrés du nord au sud, dans ces mêmes régions d'Afrique, tels qu'ils sont définis par AUBREVILLE (1950) :

- semi-désertique : sahélo-saharien ;
- tropical sec : sahélo-soudanien ;
- tropical semi-humide : soudano-guinéen ;
- tropical humide : guinéen-forestier,

traduit de façon manifeste une augmentation de l'humidité relative journalière et, entre les extrêmes climatiques, une disparition des saisons sèches.

L'augmentation de l'importance de l'espèce *E. biplaga* en se rapprochant de l'équateur apparaît alors comme le corollaire de l'augmentation de l'hygrométrie. D'après DUGAST (1949), *E. biplaga* serait ainsi plus abondant qu'*E. insulana* au Togo, Nigeria, Guinée, Erythrée, Mozambique, Tanzanie, Ouganda et Zaïre.

Aucune observation sur la répartition des deux espèces en fonction de l'altitude n'a, à notre connaissance, été faite.

Outre la différence de répartition des espèces en latitude, calquée sur les changements de climat, on assiste en un lieu donné, pour lequel les conditions climatiques sont telles que les deux espèces puissent être représentées, à une variation dans les dates d'apparition, les périodes d'activité, la proportion de l'une et l'autre espèces, en fonction de la succession des saisons.

Pendant la première moitié du cycle de végétation du cotonnier, se déroulant pendant la saison des pluies, *E. biplaga* est ainsi le premier à apparaître. Il est ensuite progressivement remplacé par *E. insulana* pendant la phase fructifère de la

plante et ce dernier finit par être le seul présent, lors de la maturation des fruits, quand la saison sèche s'installe.

Nous retrouvons donc également, mais cette fois dans le temps et non plus dans l'espace, des fluctuations entre les espèces qui semblent confirmer les préférences d'*E. biplaga* pour des conditions plus élevées d'hygrométrie.

Aucune différence préférentielle vis-à-vis des températures n'est signalée, l'ensemble des auteurs notant simplement qu'un climat chaud convient aux *Earias*.

Les différences de distribution spatio-temporelle des deux espèces apparaissent ainsi, pour les divers auteurs, comme liées aux variations hygrométriques de l'air.

## CADRE DE L'ETUDE

Les observations qui sont à l'origine de cette étude ont été réalisées sur la Station de l'Institut de Recherches du Coton et des Textiles Exotiques (I.R.C.T.) de Bouaké, en Côte-d'Ivoire.

### Climatologie

La Côte-d'Ivoire (ELGIN, 1971) présente schématiquement deux grandes zones climatiques :

- Zone sud à climat guinéen-forestier à deux saisons des pluies :
  - sous-climat éburnéen-ondoyéen des régions subéquatoriales et tropicales à paysage de forêt dense humide ;
  - sous-climat balouéen-dahoméen à petite saison sèche plus marquée, correspondant à un paysage intermédiaire entre la forêt et la savane, défini comme savane boisée ou arbustive alternant avec de la forêt claire ou dense, mais sèche.

- Zone nord à climat soudano-guinéen à une seule saison des pluies, régions tropicales à paysage de savane boisée ou arbustive et à forêt claire.

La moyenne Côte-d'Ivoire et plus précisément la région de Bouaké se trouvent dans la zone à deux saisons des pluies avec une petite saison sèche marquée.

La pluviométrie y est en moyenne de 1150 mm, mais avec un régime extrêmement capricieux, les variations annuelles allant de 800 à 1700 mm (ROMUALD-ROBERT, 1961). La pluviométrie se répartit entre les deux saisons des pluies, sans aucune corrélation entre elles.

D'importantes modifications du climat, augmentation des variations thermique et hygrométrique au cours de la journée, caractérisent la saison sèche en période d'harmattan, vent desséchant soufflant du nord-est ; ces modifications ont des répercussions certaines sur le comportement écologique de différents groupes d'insectes ainsi que sur la dynamique des populations (DUVIARD, 1971).

### Cadre phytogéographique

La végétation représentative de la zone qui nous intéresse est encore la savane guinéenne, mais les défrichements de plus en plus nombreux conduisent à un rapide appauvrissement de la flore originelle.

Des lambeaux de forêt, plus ou moins dégradée, persistent dans les interfluvies et sur les plateaux. La forêt est remplacée par une savane arborée et arbustive, la végétation basse y est dense et très hétérogène (GUILLAUMET, 1967). Autour des Centres et dans les zones à forte densité de population humaine, cette savane arbustive est de plus en plus dégradée. GUILLAUMET et ADJAKOHOUN (1971) en donnent la définition suivante : « zone cultivée sur ancienne savane arborée et arbustive à *Panicum phragmitoides* ».

En ce qui concerne les Malvales, auxquelles sont inféodés les *Earias*, DUVIARD (1971) a étudié leur importance précisément dans le même milieu de savane que celui où nous avons travaillé et en a dressé une première liste que nous avons pu compléter (COUILLON, 1978).

Les Malvales sont bien représentées dans la végétation naturelle, mais la distribution des espèces varie suivant les mi-

lieux : les espèces arborescentes sont confinées aux forêts semi-décidues alors que les espèces buissonnantes ou herbacées sont regroupées dans les zones inondables des savanes ; les zones sèches de savanes ne semblent favorables qu'à *Sterculia setigera*.

DUVIARD indique, également, après une étude comparée de la phénologie des diverses espèces de Malvales rencontrées dans notre région, qu'il existe une période dépourvue de « floraison et de fructaison » durant les mois d'avril, mai et juin, alors que les fleurs et les fruits peuvent se rencontrer tout le reste de l'année. Ce phénomène ne peut pas être sans incidence sur le comportement des *Earias* : déplacement de l'insecte, choix des sites de ponte, alimentation des chenilles.

### Le cotonnier et sa culture en Côte-d'Ivoire

LAGÈRE (1966) : « Le cotonnier est, de nature, une plante vivace et bien peu de variétés cultivées sont réellement annuelles. » Dans la conduite en culture annuelle, la plante effectue un cycle de végétation, suivant les climats et les variétés, entre 130 et 210 jours (170 à 180 jours en moyenne).

Si le cycle du cotonnier se déroule dans les conditions climatiques optimales (phases végétative, florifère, fructifère en saison des pluies et maturation en début de saison sèche) et si la protection phytosanitaire a été suffisamment efficace pour que le cotonnier exprime la plus grande partie de son potentiel de reproduction, la plante se dessèche et meurt. Dans un des cas contraires, la plante peut continuer à végéter, donnant même de nouvelles pousses et de nouvelles fleurs pendant quelques mois, continuant alors à héberger certains de ses déprédateurs (chenilles d'*Earias* en particulier).

En Côte-d'Ivoire, la culture cotonnière pratiquement inexistante avant 1958 (ANGELINI, 1963) couvre actuellement environ 125 000 hectares, avec un rendement moyen en coton-graine de l'ordre de 1 100 kg/ha.

Cette culture s'étend sur la moitié septentrionale de la Côte-d'Ivoire, entre les 7° et 11° degrés de latitude ; sa limite méridionale coïncide avec la fin de la savane boisée et le commencement de la forêt : au nord, cette culture se poursuit dans les Etats limitrophes : Mali, Haute-Volta. Du fait de sa répartition en latitude sur plus de 400 kilomètres, la culture cotonnière se trouve répartie du Nord au Sud, dans les zones à une puis à deux saisons des pluies. La conséquence en est une variation dans les dates de semis qui s'étaient sur une période de plus de deux mois et demi :

— dans le Nord, les semis sont effectués au début du mois de juin et les récoltes ont lieu en octobre et novembre ;

— dans les régions plus au sud, les semis sont effectués en août, voire début septembre, et les récoltes peuvent se prolonger jusqu'à la fin du mois de janvier.

Les cotonniers, enfin, ne sont pas toujours détruits malgré les recommandations d'ordre phytosanitaire après les dernières récoltes, mais demeurent en place pendant un, deux ou plusieurs mois, continuant à héberger les déprédateurs qui peuvent toujours trouver leur nourriture sur leur principale plante-hôte.

## PREMIERE PARTIE

### LES VARIATIONS SAISONNIÈRES DE L'IMPORTANCE RELATIVE DES DEUX ESPÈCES

Les aires de répartition géographique en Afrique d'*E. insulana* et d'*E. biplaga* ne sont pas entièrement superposables, et lorsque les deux espèces sont présentes en un même lieu, leur importance relative varie avec les saisons.

Ces deux faits dénotent une différence de leur « valence écologique » (KUHNELT, 1969), c'est-à-dire de leur tolérance vis-à-vis des facteurs climatiques.

*E. biplaga* apparaît comme une espèce sténo-écologique aux limites de tolérance plus étroites que celles admises par *E. insulana* et vivant, par conséquent, dans des milieux présentant de plus faibles variations des facteurs climatiques.

A Bouaké, où coexistent les deux espèces, dans des proportions variables suivant les saisons, nous nous sommes attaché



à étudier et à préciser l'importance des différents facteurs climatiques.

Il était nécessaire de confirmer ou d'infirmer l'importance du facteur humidité bien souvent mis en avant pour expliquer les différences de comportement entre les deux espèces.

Une fois connu le rôle propre à chacun des principaux facteurs climatiques : température et humidité, il est possible :

- de mieux comprendre la répartition des espèces ;
- d'expliquer le déroulement du cycle annuel de ces insectes.

### Cycle des *Earias* à Bouaké (Côte-d'Ivoire)

La plupart des variétés cultivées de cotonnier se comportent comme des plantes annuelles dont le cycle, suivant les conditions climatiques ou le mode de culture, n'excède pas en général six mois.

A Bouaké, cette culture est réalisée entre les mois de juillet et de janvier.

Les premières attaques de la plante, dénonçant la présence des chenilles du ravageur, s'observent à la fin du mois d'août ou au début du mois de septembre, avant que la floraison n'ait débuté. Les premières invasions des cotonniers par les *Earias* peuvent ainsi se produire trente à quarante jours après la levée. Il n'y a pas ensuite de multiplication importante de l'insecte sur place avant la fin du mois d'octobre ou le début du mois de novembre et c'est seulement à partir de ce même mois, puis courant décembre et janvier, que l'on recense le plus grand nombre de chenilles dans les cotonniers. Les *Earias* peuvent ainsi se développer sur cotonnier, à Bouaké, entre mi-août et janvier ; théoriquement, pendant cette période, cinq générations peuvent se succéder mais, en réalité, du fait d'un envahissement progressif des champs par les adultes, de l'échelonnement des pontes, on assiste à un chevauchement des générations dès le départ.

Lorsque les cultures après les dernières récoltes, contrairement à ce qui est recommandé, ne sont pas arrachées et brûlées et que les conditions climatiques permettent la poursuite de la végétation, une génération supplémentaire peut se développer durant les mois de février et de mars.

Ces données valables pour la région de Bouaké sont décalées dans le temps, soit avancées pour les parties les plus septentrionales de l'aire de la culture cotonnière en Côte-d'Ivoire, soit retardées dans les zones méridionales limitrophes des régions forestières.

Si les *Earias* peuvent être hébergés par les cotonniers pendant la plus grande partie du cycle de végétation de la plante, la proportion de l'espèce *E. biplaga* par rapport à l'espèce *E. insulana* varie pendant cette période.

Pendant la saison des pluies, durant laquelle se déroulent la croissance de la plante, la part essentielle de la floraison et de la fructification du cotonnier, *E. biplaga* est l'espèce la plus importante en nombre. Les populations d'*E. biplaga* et d'*E. insulana* s'équilibrent ensuite durant les mois de novembre et de décembre correspondant à l'intersaison, puis *E. insulana* domine, *E. biplaga* pouvant même disparaître complètement lors de la maturation et de la déhiscence des capsules qui coïncident avec l'installation de la saison sèche.

En dehors des éléments connus rapportés ci-dessus et d'intérêt immédiat en défense des cultures, plusieurs questions se posent :

- d'où proviennent les premiers adultes, en quête d'un nouvel habitat disponible, qui assurent la colonisation des cotonniers ?
  - des plantes-hôtes locales sur lesquelles *Earias* aurait pu subsister en « intersaison » cotonnière ?
  - de plantes-hôtes d'une autre zone, à climatologie plus favorable à la survie de l'espèce, et ceci grâce à une migration plus ou moins lointaine ?
- les *Earias* peuvent-ils survivre aux conditions de forte température et de grande sécheresse qui sont les caractéristiques normales de la « saison sèche », en particulier en période d'harmattan ?

S'il est admis que les *Earias* ne présentent pas de vraie diapause, nous connaissons suffisamment de cas où les conditions extrêmes de températures (froid ou chaleur) provoquent une quiescence au stade nymphal (Couillon, 1963, 1970 ; Couillon et Daeschner, 1971). Cette quiescence pourrait peut-être permettre à l'insecte d'attendre le retour d'une saison favorable.

Des explications sont avancées pour deux pays différents :

- Afrique du Nord : Le Gall (1972) précise que les *Earias* passent l'intersaison cotonnière sur des plantes-hôtes secondaires, l'invasion des cotonniers étant réalisée par migration des

adultes à partir de ces Malvacées spontanées ; en fin de culture, l'évolution des *Earias* se poursuit parallèlement sur cotonnier et sur ces plantes-hôtes secondaires.

Si cette explication peut conserver une certaine validité en zone tropicale, elle n'est certainement pas généralisable aux zones pré-sahéliennes où les Malvacées plantes-hôtes, même pérennes, sont, comme le cotonnier, dépourvues de « floraison et de fructaison » pendant au moins deux mois, perdant ainsi leur caractère appétitif pour les *Earias* et leur rôle alimentaire vis-à-vis des chenilles.

• Soudan (Mali) : Dugast (1949) pense qu'un certain nombre de larves des dernières générations sur cotonnier subsisteraient pendant la saison sèche, après la campagne cotonnière et serviraient de point de départ de la première génération de la campagne suivante ; l'auteur ne précise pas ni comment ni où cela serait possible. *E. insulana* est bien souvent seul présent en fin de cycle de végétation du cotonnier, alors que les attaques au début de la campagne cotonnière suivante, cinq mois plus tard, seront dues à *E. biplaga* ; ceci implique une succession obligatoire des espèces.

Après avoir, au cours de ce chapitre, précisé les réactions de chacune des deux espèces d'*Earias* vis-à-vis de la température et de l'hygrométrie, nous serons à même d'apporter des explications complémentaires ou de formuler certaines hypothèses concernant le déroulement du cycle de ces insectes et la succession des deux espèces dans le temps.

### Résultats des observations

Les observations se sont poursuivies, lors des campagnes cotonnières, pendant vingt-deux mois répartis sur les années 1971-1972 et 1974-1975.

### Méthodologie

On a effectué, dans les cultures, pendant les périodes citées, des récoltes presque quotidiennes de chenilles à différents stades.

Le nombre de chenilles ramassées à chacune des récoltes pouvait varier de quelques exemplaires à plus de trente, suivant le niveau de la population. La récolte des chenilles demande beaucoup de temps, nécessitant l'examen en place des fleurs et le ramassage suivi du décorticage des organes fructifères encore verts pour la recherche et l'identification des chenilles responsables des dégâts.

Les chenilles récoltées ont été placées en élevage individuel, sur jeunes capsules de cotonnier, dans un insectarium de plein air dont les conditions de température, d'humidité et d'éclairement étaient très proches de celles du milieu extérieur.

Plus de cinq mille imago ont ainsi été obtenues ; pour chacune d'entre elles les observations portaient sur :

- l'espèce ;
- la variété dans l'espèce et éventuellement les formes anormales ;
- le sexe.

### Exposé des résultats

Les résultats des observations sur l'importance des deux espèces sont regroupés dans le tableau 1.

Les importantes variations constatées dans la proportion des deux espèces *E. biplaga* et *E. insulana* sont illustrées pour deux périodes, l'une de dix mois et l'autre de huit mois consécutifs, dans les figures 3 et 3 bis.

Les variations de la proportion des deux espèces suivent le déroulement du cycle annuel des saisons : saisons sèches et saisons des pluies, avec certains déphasages d'une année sur l'autre, dus aux caractéristiques climatiques propres à chaque année :

— à partir de janvier, durant la grande saison sèche et jusqu'en mars, alors que les températures maximales dépassent 32° C, *E. insulana* est pratiquement la seule espèce présente ;

— première saison des pluies, d'avril à juin : *E. biplaga* apparaît et se multiplie alors que, simultanément, *E. insulana* perd de l'importance ;

— petite saison sèche, en juillet et août : nous n'avons pas d'observations pour ces deux mois, mais cette période ne semble pas être défavorable à la poursuite de la multiplication d'*E. biplaga* que nous retrouvons très important en septembre. En effet, pendant cette petite saison sèche, l'arrêt des pluies n'est pas total, l'humidité relative reste élevée avec des températures maximales inférieures à 29° C ;

— pendant la deuxième saison des pluies, à partir de la fin du mois d'août et jusqu'à l'installation de la saison sèche avec la remontée des températures maximales en décembre et janvier, *E. biplaga* reste l'espèce prédominante, *E. insulana* ne représentant pas plus de 20 à 30 % de la population totale.

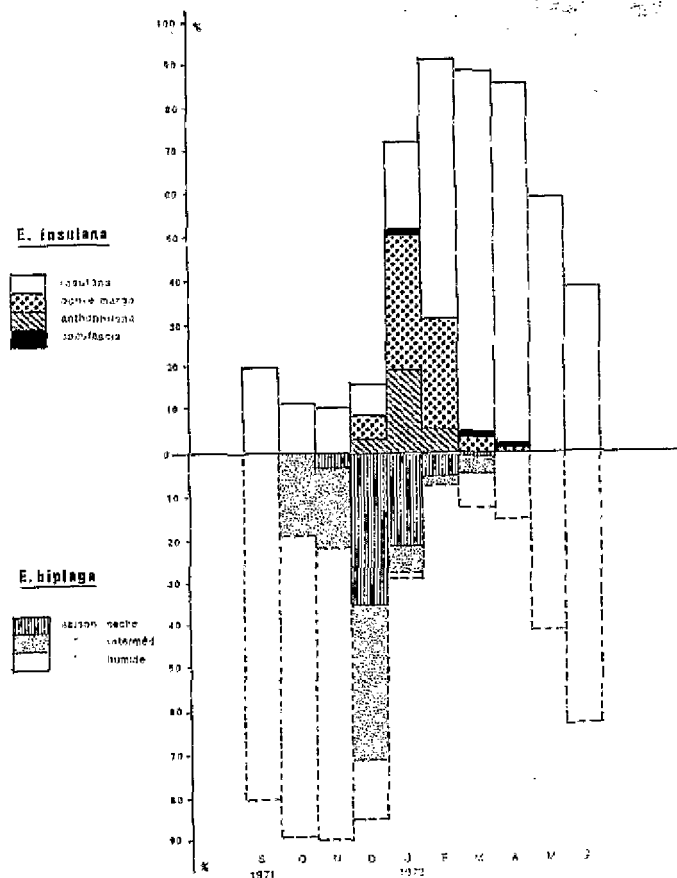


FIG. 3. — Variation de la proportion des deux espèces *E. insulana*, *E. biplaga* et des différents types dans l'espèce, en cours d'année.

TABLEAU 1. — Importance des deux espèces : *E. biplaga* et *E. insulana* en fonction des saisons.

Mois et Année	Nombre de chrysalides ayant donné des adultes		<i>E. biplaga</i>		<i>E. insulana</i>		Proportion d' <i>E.</i> <i>biplaga</i> par rapport à <i>E. insulana</i>	
	total mens.	total cumulé	nombre		nombre		%	transf. de BLISS *
Janv. 1971	52	52	8		44		15,4	23,1
Fév. "	165	217	17		148		10,3	13,7
Mars "	118	335	4		144		3,4	10,6
Sept. "	10	345	8		2		80,0	63,4
Oct. "	115	460	103		12		89,6	71,2
Nov. "	168	628	151		17		89,9	71,5
Déc. "	242	870	205		37		84,7	67,0
Janv. 1972	415	1 285	117		298		28,2	32,1
Fév. "	354	1 639	28		326		7,9	18,3
Mars "	345	1 984	42		303		12,2	20,4
Avril "	410	2 394	61		349		14,9	22,7
Mai "	266	2 660	110		156		41,4	40,0
Juin "	157	2 817	93		59		62,4	52,2
Mai 1974	54	2 871	28		26		51,9	46,1
Oct. "	123	2 994	71		52		57,7	49,4
Nov. "	323	3 317	267		56		82,7	65,4
Déc. "	348	3 665	196		152		56,3	48,6
Janv. 1975	581	4 246	11		570		1,9	7,9
Fév. "	384	4 630	4		380		1,0	5,7
Mars "	279	4 909	22		257		7,9	18,3
Avril "	290	5 199	96		194		33,1	35,1
Mai "	165	5 364	139		26		84,2	66,6
Total	—	5 364	1 786		3 578		33,3	—

\* transformations angulaires des pourcentages (t. de BLISS) utilisées pour les calculs.

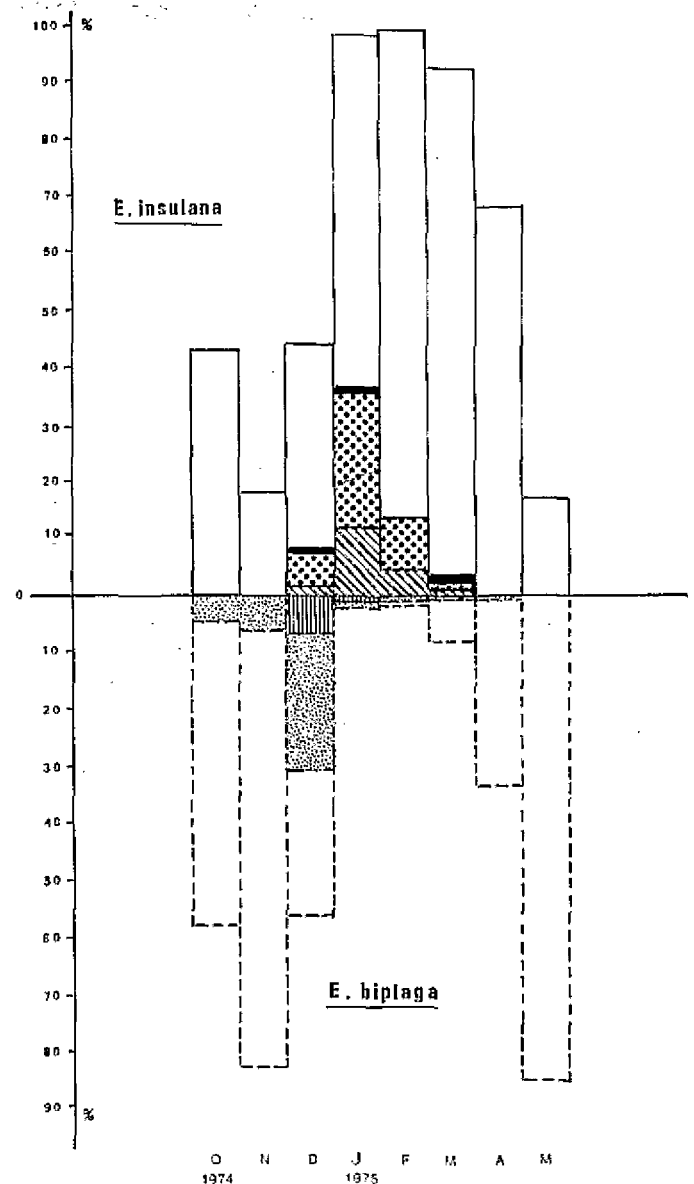


FIG. 3 bis. — Variation de la proportion des deux espèces *E. insulana*, *E. biplaga* et des différents types dans l'espèce, en cours d'année.

Nous avons donc recherché s'il existait des corrélations entre la proportion des deux espèces et les différentes valeurs des principaux facteurs climatiques pendant les mois durant lesquels se sont poursuivies nos observations.

#### Interprétations mathématiques

##### Variables étudiées

Nous avons retenu huit facteurs parmi les différentes données climatiques relevées sur le poste météorologique de la Station centrale de Bouaké.

Ces facteurs sont les suivants :

- températures (maximum, minimum et moyenne) ;
- degré hygrométrique de l'air (à 6 h, 12 h et 18 h GMT, ainsi que la moyenne diurne : 12 h - 18 h) ;
- évaporation (PICHE).

Les valeurs numériques de ces données climatiques pour les vingt-deux mois qui nous intéressent, sont consignées dans le tableau 2.

Les calculs ont, d'autre part, été effectués à partir des transformations angulaires (BLISS) des pourcentages correspondant à la proportion de l'espèce *E. biplaga* par rapport à l'espèce *E. insulana* (tableau 1).

##### Corrélations

Nous avons recherché l'existence de corrélations entre la proportion de l'espèce *E. biplaga* par rapport à l'espèce *E. insulana* et les différents facteurs climatiques retenus.

TABLEAU 2. — Données climatiques.  
Station I.R.C.T. de Bouaké (Côte-d'Ivoire)

Mois	Températures			Degré hygrométrique				Evaporation
	max.	min.	moy.	6 h	12 h	18 h	Moyen diurne 12h - 18h	
Janv. 1971	33,1	18,5	25,8	73,9	42,7	34,0	38,4	5,80
Fév. *	38,5	19,7	26,6	88,1	58,7	44,9	30,8	4,36
Mars *	32,9	20,2	26,6	90,2	62,3	57,8	59,7	3,34
Sept. *	28,6	19,5	24,0	86,5	77,0	77,7	77,4	1,32
Oct *	29,7	19,7	25,0	95,1	73,9	60,3	71,1	1,65
Nov. *	30,9	19,3	25,4	94,6	67,1	64,5	65,8	2,19
Déc. *	31,2	18,6	24,9	82,7	52,1	30,9	51,5	4,05
Janv. 1972	33,1	19,5	26,3	88,8	50,4	43,3	46,9	4,37
Fév. *	34,3	20,2	27,3	98,7	53,9	40,1	47,0	5,18
Mars *	32,4	20,8	26,9	89,9	53,6	51,6	55,1	3,81
Avr'l *	32,3	20,5	26,4	81,4	62,5	61,4	62,0	1,77
Mai *	30,7	20,4	25,5	94,5	72,5	70,1	71,5	1,94
Jun *	29,5	19,6	24,7	85,6	72,9	70,6	71,8	1,64
Mai 1974	31,3	20,0	25,6	93,8	69,3	67,0	69,2	2,20
Oct. *	30,0	18,9	24,5	93,7	70,5	71,5	71,0	1,62
Nov. *	31,2	18,7	24,9	90,6	61,5	60,6	61,0	2,77
Déc. *	31,9	17,1	24,5	84,7	47,9	40,5	47,2	4,43
Janv. 1975	33,3	17,1	25,3	84,7	29,2	30,0	29,6	9,08
Fév. *	34,6	18,6	26,6	80,8	49,4	41,1	45,3	5,56
Mars *	33,9	19,3	26,6	90,3	60,3	51,5	56,2	3,85
Avril *	32,3	19,4	25,0	91,8	66,3	65,9	66,1	2,85
Mai *	31,5	18,7	25,1	94,4	69,0	68,4	68,7	2,33

— Les corrélations sont hautement significatives, avec :

- la température maximale  $r = -0,837^{**}$
- la température moyenne  $r = -0,772^{**}$
- l'hygrométrie à 18 h  $r = +0,666^{**}$
- l'hygrométrie diurne (12 h - 18 h)  $r = +0,624^{**}$
- l'hygrométrie à 12 h  $r = +0,562^{**}$
- l'évaporation  $r = -0,678^{**}$

— La corrélation est significative avec :

- l'hygrométrie à 6 h  $r = +0,507^{**}$

— Il n'y a pas de corrélation avec la température minimale.

Les meilleures corrélations sont donc obtenues avec la température maximale et le degré hygrométrique de l'air à 18 h : la proportion d'*E. biplaga* diminue lorsque la température maximale augmente ; elle s'élève, par contre, en même temps que le degré hygrométrique de l'air.

Parmi les différents facteurs climatiques, ce sont les valeurs diurnes (température maximale, humidité à 18 h puis à 12 h, évaporation), dont l'amplitude des variations en cours d'année est beaucoup plus importante que celle des valeurs nocturnes (température minimale, humidité à 6 h), qui expliquent le mieux les modifications de la proportion des deux espèces.

Les figures 4 et 5 représentent les droites de régression et le nuage de points correspondant aux observations mensuelles, dans le cas des corrélations les plus fortes.

Il nous a paru utile de rechercher, grâce à une corrélation multiple :

— d'une part, une estimation plus exacte de l'importance de chacune des deux variables explicatives : température maximale et humidité relative à 18 h ;

— d'autre part, une possibilité d'évaluation ou de prédiction de la proportion des espèces plus juste que celle obtenue dans le cas d'une régression simple à partir d'un seul facteur.

Les calculs ainsi effectués permettent d'établir :

— L'équation du plan de régression du pourcentage d'*E. biplaga* (Z), en fonction de la température maximale (V) et de l'humidité relative à 18 h (t) :

$$Z = -12,4 V - 0,16 t + 443,8.$$

Cette équation permet de calculer une valeur approchée de la proportion de l'espèce *E. biplaga* lorsque l'on connaît V et t.

— L'équation de la droite AB en fonction des mêmes variables V et t, calculées au moment où la proportion d'*E. biplaga* devient nulle :

$$V = -0,013 t + 33,85.$$

Cette équation permet de calculer l'un des facteurs, connaissant l'autre dans la limite où l'équation est définie, c'est-à-dire pour des valeurs de V et t comprises entre celles correspondant aux coordonnées des points A et B.

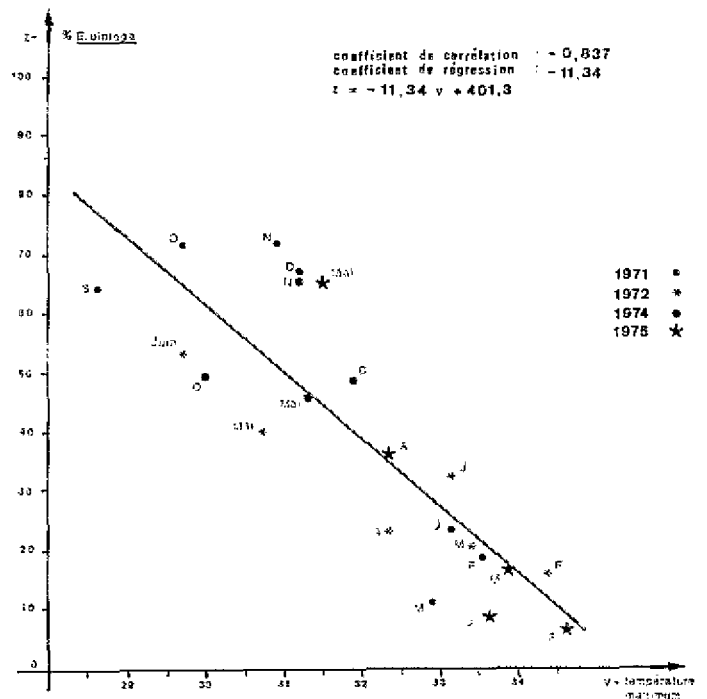


FIG. 4. — Régression de Z (% *E. biplaga*) en V (température maximale)

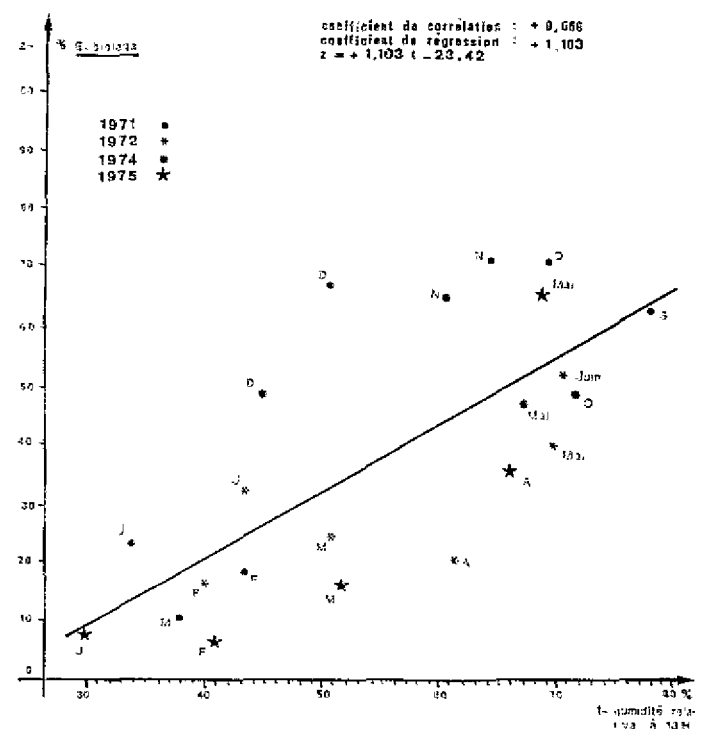


FIG. 5. — Régression de Z (% *E. biplaga*) en t (humidité relative à 18 h).

Au-dessus de 34,5° C, la proportion d'*E. biplaga* est nulle, quelque élevée que puisse être l'humidité relative ; dans la pratique, cette température maximale critique se révèle largement inférieure.

— L'ensemble des calculs permet également de tirer certaines conclusions.

### Conclusions

— La comparaison des carrés moyens des écarts indique que les trois quarts des variations de la proportion d'*E. biplaga* par rapport à *E. insulana* sont bien expliquées par les variations de la température et de l'humidité de l'air. C'est une très bonne proportion.



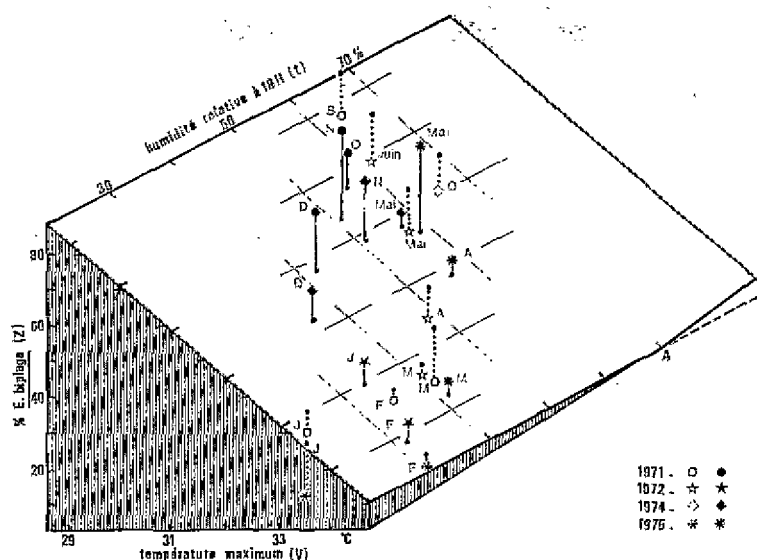


FIG. 6. — Plan de régression du % d'*E. biplaga* (Z) en fonction de la température maximale (V) et de l'humidité relative à 18 h (t).

— La comparaison des coefficients des régressions simples et de la régression multiple ainsi que le test de signification des coefficients de régression partielle montrent que la part de la température est prépondérante dans la corrélation multiple, alors que la part du degré hygrométrique de l'air est pratiquement nulle.

La figure 6 représente le plan de régression et la position, par rapport à ce plan, des différentes valeurs mensuelles observées; cette figure illustre la différence d'importance entre les deux facteurs.

Les corrélations simples établies séparément, soit avec la température maximale, soit avec l'humidité relative à 18 h, sont hautement significatives, ces deux facteurs étant eux-mêmes corrélés ( $r = -0,83^{**}$ ), mais l'intérêt de la corrélation multiple est précisément de dissocier et évaluer l'influence de chacun des facteurs.

L'état hygrométrique de l'air, considéré jusqu'à présent comme l'élément déterminant de la présence d'*E. biplaga*, ne doit être en réalité qu'un facteur corrélatif de moindre importance ou un facteur restrictif secondaire.

Les températures maximales représentent, par contre, le facteur limitant. Des températures de l'ordre de 31-32° C sont déjà critiques pour *E. biplaga* dont les populations ne représentent plus que 50 % de la population totale des *Earias*; au-dessus de 33° C, *E. biplaga* disparaît, alors que le comportement d'*E. insulana* ne semble pas affecté.

## Interprétation des résultats

### Discussion

Les facteurs qui conditionnent l'absence, la simple présence ou la prolifération d'un organisme peuvent être regroupés en trois catégories: les facteurs physiques qui constituent le climat, les «facteurs édaphiques» qui sont les caractéristiques du milieu-substrat et les «facteurs biotiques» représentant les réactions propres de l'organisme.

Au commencement de notre étude, nous pensions ne devoir nous intéresser qu'aux seuls facteurs physiques; l'importance des facteurs édaphiques et essentiellement parmi ceux-ci le rôle des plantes-hôtes (cotonnier, plantes spontanées sauvages) est apparue dans la recherche d'une meilleure compréhension du déroulement du cycle annuel des insectes. Enfin, des explications concernant la dynamique des populations sont à rechercher dans les observations portant sur les facteurs biotiques (reproduction, fécondité des femelles, NGUYEN-BAN, 1977).

L'utilisation de méthodes mathématiques pour mieux apprécier le rôle de chacun des principaux facteurs climatiques ou pour tenter de définir certaines valeurs limitatives de ces mêmes facteurs nous oblige à faire quelques commentaires:

— les observations conduites pendant vingt-deux mois en un lieu géographique donné (Bouaké, Côte-d'Ivoire) mettent en évidence des variations très importantes des effectifs de chacune des espèces étudiées sans qu'on puisse pour cela affirmer qu'il y ait disparition ou élimination totale de l'une d'entre elles en faveur de l'autre à un moment donné de l'année; il est

cependant logique de penser qu'un tel phénomène puisse se produire à une certaine latitude;

— la précision que l'on serait tenté d'accorder à certaines valeurs limitatives des facteurs climatiques, à la suite de l'interprétation mathématique des résultats, se doit d'être tempérée.

En effet, s'il est relativement aisé de mettre en évidence un facteur déterminant «master factor» (KUNNELT, 1969), il est, par contre, souvent difficile de mesurer exactement ses effets au sein de la combinaison de l'ensemble des facteurs qui interviennent sur l'organisme. Et quand certaines limites pour un facteur donné sont précisées, ces mesures n'ont de valeur que pour une intensité bien déterminée de tous les autres facteurs; dès que l'intensité de l'un de ces derniers change, les valeurs limites du facteur étudié sont elles-mêmes modifiées.

Nous envisagerons successivement, compte tenu de la mise en évidence de l'importance majeure des températures maximales par rapport à l'hygrométrie dans l'explication des différences de population entre *E. insulana* et *E. biplaga*, la répartition géographique de ces deux espèces et les fluctuations de leur population, en cours d'année, dans les cultures cotonnières.

### Température, humidité et répartition géographique des espèces

Les deux espèces possèdent des exigences thermiques différentes:

— *E. insulana* se multiplie et son cycle de développement se poursuit normalement tant que les températures maximales demeurent inférieures à 40° C; son activité cesse lorsque ces températures avoisinent 45° C.

Il a, d'autre part, la possibilité, au stade chrysalide, de résister à des températures extrêmes, soit très basses, soit très élevées, de -10° C à 52° C, si les expositions à ces températures sont relativement courtes.

Les valeurs précises des limites de la zone de tolérance des températures, zone dans laquelle le développement peut s'effectuer sans entrave, ne sont pas connues, l'élevage en chambres à conditions régularisées n'ayant pas été possible; ces limites sont au moins 19° C-26° C (élevage *in vitro*, PLANES, 1948, cité par LE GALL, 1972), elles doivent dans la réalité être beaucoup plus éloignées, vu les conditions climatiques des pays dans lesquels *E. insulana* reste endémique.

Le comportement d'*E. insulana* vis-à-vis des températures en fait une espèce eurytherme.

— *E. biplaga*, par contre, ne supporte pas de températures maximales supérieures à 33° C, nos observations le démontrent, NGUYEN-BAN (1977) montre que la zone de température favorable à la reproduction de cette espèce se situe dans une fourchette étroite de 18° C à 25° C et qu'une forte hygrométrie, 80 % à 90 % H.R., est également souhaitable.

L'humidité relative de l'air pourrait alors très bien constituer un facteur restrictif à l'intérieur même de la zone de tolérance thermique. Les hygrométries les plus fortes seraient bénéfiques, voire indispensables, à *E. biplaga*, alors qu'*E. insulana*, espèce plus rustique, s'accommoderait d'une hygrométrie

nettement plus basse et serait même peut-être gêné par les plus fortes humidités relatives.

Compte tenu de ces éléments, nous pouvons essayer d'expliquer la répartition des deux espèces en Afrique au sud du Sahara et la seule présence d'*E. insulana* autour du Bassin méditerranéen.

En Afrique, entre le 5° et le 15° degré de latitude nord et vraisemblablement au sud de l'équateur jusqu'à la province du Cap, alors qu'on passe d'une dominante humide à une dominante sèche, on progresse en réalité vers des régions à plus forte insolation et à température de plus en plus élevée, passant ainsi de l'optimum écologique d'*E. biplaga* à celui d'*E. insulana* :

- en zone forestière humide, à climat semi-équatorial humide, les températures, tout au long de l'année, ne dépassent jamais 29° C-30° C et l'humidité relative reste élevée. On ne rencontre qu'*E. biplaga* vivant dans les cacaoyères et certainement sur les Malvacées sauvages ;
- en remontant vers le nord, en zone tropicale à climat contrasté à quatre ou deux saisons, on se trouve en zone de sympatrie ; les deux espèces coexistent en tant que ravageurs du cotonnier, mais les captures révèlent une proportion variable de celles-ci suivant les saisons ;
- dans les zones les plus septentrionales, *E. biplaga* ne s'observe plus qu'au début du cycle de végétation du cotonnier, soit pendant la courte période des pluies quand les températures sont encore relativement faibles et l'humidité élevée. Le reste du temps, les températures dépassant régulièrement 32° C ou 33° C pendant plusieurs mois dans ces climats de type soudanien, *E. insulana* prend de l'importance et éclipse entièrement *E. biplaga* ;
- dans les pays du Bassin méditerranéen, du Proche et du Moyen-Orient, *E. insulana* est le seul présent. Les températures maximales observées dans ces pays, bien souvent liées à une sécheresse caractéristique de ces climats, dépassent, pendant des périodes de longueur variable, l'optimum thermique d'*E. biplaga*.

Mais ce seul fait peut-il expliquer l'absence d'*E. biplaga* ? Même en supposant que les températures maximales entraînent, pour une ou deux générations successives, une réduction drastique des populations, on ne peut pas affirmer que toute survie soit impossible grâce, en particulier, à une quiescence prolongée au stade nymphose au sein de microclimats moins défavorables.

Nous savons qu'*E. biplaga* est une espèce qui ne s'accommode que de faibles amplitudes thermiques ; on peut dès lors supposer qu'en dehors d'une limitation due aux températures maximales les températures minimales des pays où n'existe qu'*E. insulana* constituent, à un moment différent de l'année, un autre facteur limitant, voire un obstacle, à l'existence permanente de l'espèce.

Remarquons, enfin, que d'éventuelles recolonisations des régions méditerranéennes, proche et moyenne-orientales par émigration d'*E. biplaga* à partir des régions où la permanence de l'espèce est assurée, sont rendues impossibles par la présence, entre les deux, de vastes zones désertiques fatales à une espèce délicate par ses exigences.

Les observations que nous avons faites en Afrique sont à rapprocher de celles de HURCOX-KHAN (1945), portant sur *E. fabia* et *E. insulana*, aux Indes. Pour cet auteur, *E. fabia* aurait, aux Indes, une aire de distribution réduite correspondant à un climat humide et doux, alors qu'*E. insulana* supporterait des conditions climatiques plus diverses et plus sévères. Nous obtenons, d'un autre continent, confirmation de la plus grande « plasticité physiologique » d'*E. insulana* et nous pouvons, d'autre part, supposer qu'il existe une grande analogie dans les exigences et le comportement d'*E. biplaga* et d'*E. fabia*.

### Infestation des cotonniers

#### et succession des espèces dans les cultures

Les cotonniers peuvent héberger les *Earias* pendant une période variant de six à sept mois. Suivant la latitude, la position de cette période en cours d'année peut être déplacée de quelques mois ; à Bouaké, elle s'étend entre la fin du mois d'août et les mois de janvier-février. L'intersaison cotonnière durerait donc au minimum cinq mois. En réalité, l'échelonnement des dates de semis dans une même zone et les retards apportés dans l'arrachage des cotonniers après les récoltes augmentent sensiblement la durée de la période où les *Earias* peuvent vivre sur cotonnier.

Les cotonneries sont d'abord infestées par *E. biplaga*, en saison des pluies, pendant les phases végétative, florifère et fructifère de la plante. Quand les pluies cessent, pendant les phases de maturation et de déhiscence des capsules, *E. insulana* remplace progressivement *E. biplaga*.

La figure 7 regroupe les différents éléments intervenant dans le cycle de développement des *Earias* à Bouaké.

Nous allons, compte tenu des conclusions acquises sur le rôle de la température et de l'humidité, tenter d'expliquer le déroulement du cycle annuel des *Earias* dans les zones de sympatrie, dont Bouaké est une localité représentative. Nous serons amenés à formuler certaines hypothèses en insistant sur le fait qu'il n'y a vraisemblablement jamais qu'une seule explication valable, mais peut-être plusieurs simultanément.

— *Earias biplaga* existe en permanence en zone forestière où il trouve son optimum écologique tout au long de l'année, vivant entre autre à l'état endémique dans les cacaoyères. Les adultes pourraient remonter chaque année vers le nord avec les vents du sud-ouest, en même temps que le front intertropical (F.I.T.), colonisant au fur et à mesure de leur progression les Malvacées spontanées, puis migrant par la suite sur

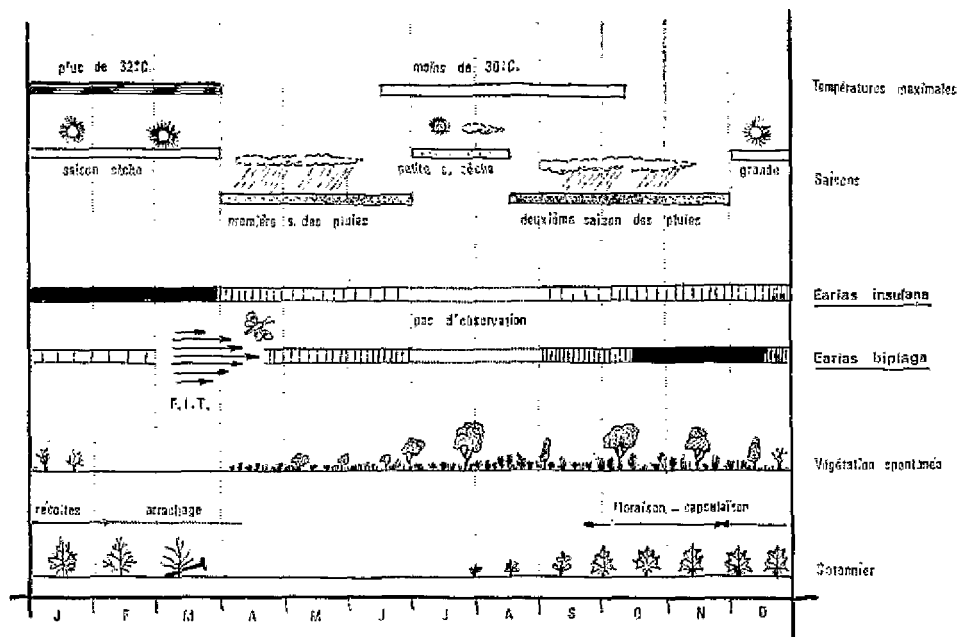


FIG. 7. — Schématisation des principaux éléments intervenant dans le déroulement du cycle des *Earias* à Bouaké (Côte-d'Ivoire).



cotonnier quand celui-ci aurait atteint un stade réceptif pour l'insecte. *E. biplaga* arriverait ainsi avec la saison des pluies ; on peut supposer que sur les Malvacées sauvages comme sur les cotonniers, avant floraison et fructification, les chenilles peuvent subsister en se nourrissant de tissus charnus tels que le parenchyme des jeunes feuilles, les tissus de l'extrémité des tiges, précieusement produits ou élaborés, à ce moment, au départ de la végétation.

Plusieurs auteurs ont signalé et étudié, chez d'autres insectes, des cas de migration liés aux mouvements du front intertropical ; BOWDEN (1975), BOWDEN et GIBBS (1973) : Orthoptères et divers Lépidoptères ; BROWN et coll. (1969) : Lep. Noctuidae, *Spodoptera exempta* ; DUVIARD (1974) : Hem. Pyrrhocoridae, *Dysdercus* spp.

Une fois la colonisation des cotonniers réalisée, *E. biplaga* persiste jusqu'à la fin de la saison des pluies.

L'arrivée de la saison sèche et plus précisément l'installation, quelque temps après, de la période « d'harmattan » avec les importantes modifications des facteurs climatiques qui en découlent (fortes insolation s'accompagnant de températures maximales supérieures à 32° C, évaporation élevée avec des humidités relatives diurnes pouvant descendre au-dessous de 20 %) entraînent la diminution des populations d'*E. biplaga* et rend possible, du moins certaines années, la disparition locale de l'espèce jusqu'au retour de la saison des pluies suivante.

NEUVEN-BAR (1977) explique les fluctuations sensibles des populations d'*E. biplaga* en cacaoyères dans les zones de forêt tropicale humide, d'une part, par des modifications de la proportion des effectifs en femelles fertiles et en femelles stériles au sein de l'espèce et, d'autre part, par des perturbations au niveau de la gamétogenèse (dégénérescence ovocytaire) chez les femelles fertiles, ces deux phénomènes demeurant soumis aux modifications des conditions climatiques optimales. Lorsque l'on sait que l'amplitude des variations thermique et hygrométrique est relativement peu importante en région forestière humide, de telles explications seraient encore plus plausibles sous des climats contrastés comme celui de Bouaké.

Nous admettons que suivant la plus ou moins grande rigueur que présenteront pour *E. biplaga* les facteurs climatiques de la saison sèche, il puisse exister deux possibilités pour l'insecte d'être à nouveau capable de se multiplier lorsque les conditions redeviendront favorables :

— survies assurées sur place en nombre certainement restreint et rendues possibles par la prolongation de la durée de chrysalidation des nymphes provenant de la dernière génération sur cotonnier,

— après disparition locale de l'espèce, recolonisation des Malvacées spontanées grâce à des migrations depuis les zones forestières humides vers les régions de savane plus sèches, migrations liées aux « remontées » du front intertropical.

— *Earias insulana*, espèce beaucoup plus rustique, « eury-

écologique », s'accommode des températures maximales supérieures à 32° C et peut continuer à se multiplier durant la saison sèche, après l'arrachage des cotonniers, à condition qu'il trouve des plantes-hôtes non dépourvues de fleurs et de fruits. On peut supposer que, dans les régions plus septentrionales, au sud de la frange sahélienne, où la disparition de tout organe ou tissu végétal consommable par les insectes est la règle pendant les quelques mois de saison sèche, *E. insulana* demeure au stade chrysalide jusqu'au retour des conditions favorables à la reprise de la végétation.

Remarquons bien qu'*E. insulana* ne dispose pas, comme *E. biplaga*, d'une zone « biotique » qui peut servir de base de départ pour des recolonisations de zones « Pejus » (zone où l'intensité des facteurs atteint les limites admises par l'espèce), mais qu'il demeure dans sa zone de tolérance, son développement n'étant simplement soumis sur place qu'aux modifications des conditions climatiques ou aux conséquences de ces modifications sur la végétation, *E. insulana* n'a nul besoin de migrer.

*E. insulana* se multiplie peu pendant les saisons des pluies et n'envahira les cotonniers, après *E. biplaga*, que bien plus tard, lorsque les conditions climatiques caractéristiques de la saison des pluies s'atténueront. Nous sommes ainsi amené à supposer que ce sont les hygrométries élevées, bénéfiques pour *E. biplaga* à condition que les températures maximales ne dépassent pas 31°-32° C, qui constituent un frein, une entrave à la multiplication d'*E. insulana*.

Ainsi s'expliqueraient, d'une part, le développement d'*E. insulana* avec deux ou trois mois de retard par rapport à *E. biplaga* dans les cotonnières et, d'autre part, son absence dans les zones subéquatoriales ou tropicales humides.

En conclusion, nous pouvons affirmer que les deux espèces étudiées présentent une plasticité physiologique différente.

— *E. biplaga*, espèce à faible valence écologique, rencontre les conditions favorables à son existence dans les régions forestières caractérisées par un climat guinéen à amplitude réduite des variations thermiques et à forte hygrométrie ; la présence de cette espèce dans les régions de savane n'est possible que si les conditions climatiques de ces régions se rapprochent temporairement de celles des régions tropicales humides et suppose, au moins dans les parties les plus septentrionales, une recolonisation annuelle par migration liée aux mouvements du front intertropical.

— *E. insulana* est eurytherme, d'où son aire de répartition géographique beaucoup plus vaste ; sa tolérance, cependant réduite vis-à-vis des hygrométries élevées, explique que cette espèce soit absente des zones d'habitat normal d'*E. biplaga* et que, dans les zones de sympatrie, il n'y ait pas coïncidence temporelle des pullulations des deux espèces.

(A suivre).

## *Earias* species of cotton growing in Ivory coast :

*Earias insulana* (Boisd.) ; *Earias biplaga* (Wlk.) (Lep. Noctuidae Westermanniinae)

### Variation in the relative importance of each species and intraspecific morphological variations

R. Couillaud \*

\* Entomologist, Laboratoire d'Elevage et de Nutrition d'Insectes, Centre de Recherches du G.E.R.D.A.T., 34032 Montpellier Cedex.

The observations which have been carried on towards many years in a natural environment permitted to define the climatic preferences of each species : *E. insulana*, which is eurythermic, appears to be more hardy than *E. biplaga* which only possesses a low ecological valency.

The distribution in space and time of each species in the sympatric zones is hence explained according to the variations of the main climatic factors. High temperatures represent a limit to the extension of the geographical area of *E. biplaga* ; however, each year, this species is able to recolonize, from its biotical zone, some regions, when the modifications of their climatic conditions are propitious : decrease of maximal temperatures due to the setting of the rainy season.

*E. insulana*, on the contrary, does not adapt itself to the typical high hygrometries combined with slight variations of temperature which we find

in the biotical zones of *E. biplaga* ; this explains its non-existence in forestry equatorial areas.

The seasonal polymorphism is also governed by the variations of the climatic factors and among them, the part of the hygrometrical degree of air seems to be essential. There is, for each species, put in the optimal conditions of temperature and humidity, a typical form ; the seasonal variations — which seem to be more adaptive variations — appear when the conditions of living become more difficult, especially in the case of a perceptible and prolonged decrease of the humidity of air, during the dry season for instance. The most important changes in the « habitus » which appear for instance when there is a dry season, are more rapidly observed in *E. biplaga* whose « area of tolerance » is more restricted. This polymorphism seems to be phenotypical and not the expression of a variability which exists within each species.

## INTRODUCTION

The *Earias* Hb. type belongs to the Noctuidae family, subfamily of the Westermanniinae. This subfamily is absent from the northern countries of the Old World, poorly represented in temperate zones but numbers more than three hundred species in tropical zones.

The *Earias* type numbers twenty-four species which are mostly distributed on both sides of the equator, between latitude forty north and south in Africa, Asia, southern Europe and Australia ; the *Earias* type is absent from the whole american conti-

nent. This distribution is typical of an eastern gondwanienne lineage (JEANNEL, 1942) which main feature is its distribution on the sides of the Indian Ocean from Africa to Australia with an extension, on the one hand in eastern Asia and on the other hand towards the Mediterranean Basin.

The species of the *Earias* type, which have an economical impact because of the damages they provoke on cultivated plants, primarily on the cotton plant, are numbered as five and constitute (PEARSON, 1958) geographical groups of species :

- Africa - Arabica,
- The Indies - Ceylan and The East,
- Australasia.

Two species, *E. insulana* Boisd. and *E. biplaga* Wlk. often meet and coexist on the african continent with various proportions according to the climatic conditions.

*E. biplaga* seems thus to be dependant on humid subequatorial and tropical zones when *E. insulana*, more widely distributed, is found in regions which have a drier climate; the north zone of Africa from Morocco to Egypt, Somalia, Eritrea and deeper in the south to the tropical zones of a sudanian type.

In the very tropical regions, which have a contrasted climate with two seasons, both species coexist but their distribution in time, according to the seasonal degree of humidity, seems also to convey different preferences with regard to climatic conditions.

Both species also present an important polymorphism which

#### *EARIAS INSULANA* Boisd. and *EARIAS BIPLAGA* Wlk.

« Habitus » is a word which expresses the external look, chiefly the wings, i.e., the shape, the proportions, outline and particularly the different stainings, drawings and their arrangements (GUILLAUMIN and DESCHON, 1976).

It is precisely the important variability of habitus for both species which originated the creation, by some authors, of many sub-species, varieties, shapes or types that made the nomenclature of the *Earias* type very imprecise.

The confusion was mainly about *E. insulana*, twelve of which described species proved to be synonyms, for only four in *E. biplaga*.

We nowadays ascertain four varieties for *E. insulana* and three types for *E. biplaga*:

- E. insulana* v. *insulana*, Boisd. = plain green type (typical shape)
- » v. *anthophilana*, Snell. = yellow type

#### DATA ABOUT THE DISTRIBUTION OF *EARIAS* IN WESTERN AFRICA

During the various works which were carried out on species injurious to the cotton plant, in Africa at the north of the equator, the authors were rapidly led to notice that, for *E. insulana* and *E. biplaga* the differences between the geographical distribution were linked to modifications in the climatic conditions.

The assertion that the bioclimatic optimum for each of these both species is different is not the result of a precise study about the influence of the main elements which constitute the climate (temperature, relative humidity of air, evaporation, period of sunshine) on the insect itself, but simply ensues from a series of recording done here and there, by different authors.

The inventory of data given by literature: STØREY, 1914; VAYS-SIÈRE *et al.*, 1925; DUGAST, 1949; POINTEL, 1955; GALICHET, 1957; PRARSON, 1958; COUILLLOU, 1964; RIPPER *et al.*, 1965; ANGELINI, 1968; SCHMUTTERER, 1969; LE RUMEUR, 1973; DELATRE, 1973; NGUYEN-BAN, 1973, 1977; REEDS, 1974; EL SAADANY *et al.*, 1975; EL SHARAWY, 1975, allows us to consider as follows the preferences of each species: *E. biplaga* is fledged to hot and humid climates when *E. insulana* would prefer lower hygrometrical conditions.

In western Africa, at the south of Sahara, progressing from the northern sahelian regions to the humid tropical regions, we notice that the number of *E. insulana* is decreasing when the number of *E. biplaga* is increasing:

- in Sudan, Mali, Upper Volta, *E. insulana* is, between both species, the most important, its presence is the lengthiest and its populations are the most numerous;
- progressing south, from the 10th to 7th parallel, i.e. passing through the cotton planted regions in Ivory Coast, we come close to a numerical equilibrium between both species;
- finally, when we enter the forestry regions and go down to the gulf of Guinea coast, *E. insulana* progressively disappears, besides at the same time as the cultivation of cotton, and only *E. biplaga* persists in carrying out then its whole cycle of development on cacao to which it can cause serious damages.

The observations which are at the origin of this study were carried out in the Station of the Institut de Recherches du Coton et des Textiles Exotiques (I.R.C.T.) of Bouaké in Ivory Coast.

#### Climatology

The Ivory Coast (ELDIN, 1971) schematically presents two large climatic zones:

- The south zone, presenting a guinean-forestry climate with two rainy seasons:

ended up in the creation by some authors of many sub-species, varieties, forms or types.

Nowadays, we can ascertain four types for *E. insulana* and three for *E. biplaga*.

According to the different authors who studied the *Earias*, pests of cotton plantations, the variations in the « habitus » are provoked by natural climatic actions which differentiate vernal generations from summer ones — for species which live under relatively contrasted climates — or humid season generations from dry season ones, for species which live under a tropical climate.

In Ivory Coast, and more especially in Bouaké, where we carried out our observations, both species coexist in various proportions according to the seasons and are also liable to present the different morphes specific to each species. We applied ourselves to precise the importance of different climatic factors, and tried to confirm or invalidate the part played by the humidity factor very often urged to explain the differences which exist in the behaviour of both species.

- » v. *ochreimargo*, Warren. = margined type
- » v. *semifascia*, Warren. = spotted type.

*E. biplaga* humid season type;

» dry season type;

» intermediate season type.

Figures 1 and 2 represent the varieties and the types of each species as a whole, all compiled in Bouaké.

RUSSO (1940) gives of the different organs, for *E. insulana* and *E. biplaga*, a detailed morphological and anatomical description which permits to differentiate both species.

COUILLLOU (1978) characterizes the chromatic variations in the different adults' morphes for both species and makes out the list of the criterions, for the adult and worm, which permits to differentiate both species without any possible confusion.

The sequence of climates we met from north to south, in these same regions of Africa, such as they are defined by AUBERVILLE (1950):

- semidesert: sahel-saharan
- dry tropical: sahel-sudane
- semihumid tropical: sudano-guinean
- humid tropical: guinean-forestry

obviously conveys an increase in the daily relative humidity and, between the climatic extremes, a disappearance of dry seasons.

The increase in the importance of the *E. biplaga* species as we get closer to the equator appears then as a consequence of the hygrometrical increase. According to DUGAST (1949), *E. biplaga* would thus be more abundant than *E. insulana* in Togo, Nigeria, Guinea, Eritrea, Mozambique, Tanzania, Uganda and Zaire.

No observation, to our knowledge, was carried out about the distribution of both species according to the altitude.

Besides the difference between the distribution of species according to the latitude, which is copied from the changes of climate, we take part in a given place — where climatic conditions are such as both species are represented — to a variation concerning the dates of apparition, the periods of activity, the percentage of each species, according to the sequence of seasons.

During the first part of the cotton growing cycle, which occurs during the rainy season, *E. biplaga* is thus first to appear. It is then, during the fructiferous period of the plant, progressively replaced by *E. insulana* which is finally the last one to stay, when the debiscence of bolls as the dry season arrives.

So, we also find again, but now within time and no longer space, fluctuations between species which seem to confirm the preferences of *E. biplaga* for higher hygrometrical conditions.

No preferential difference with regard to temperatures is notified, all the authors simply notice that a hot climate is suitable to *Earias*.

The differences between the spatiotemporal distribution of both species thus appear, for various authors, as being linked to the hygrometrical variations of air.

#### LIMITS OF THE STUDY

- « éburnéen-ondoyéen » subclimate of tropical and subequatorial regions, with a humid, dense forestry landscape;
- « baouléen-dahoméen » subclimate with a more pronounced dry season which corresponds to an intermediary landscape between forest and savannah defined as wooded or shrubby savannah, taking turns with a scattered or dense but dry forest.
- The north zone, presenting a sudano-guinean climate with only one rainy season, and tropical regions with wooded or shrubby savannahs and scattered forests.



The middle Ivory Coast and more precisely the region of Bouaké are situated in the zone where there are two rainy seasons and a small pronounced dry season.

The pluviometry is on an average of 1,150 mm, but has an extremely capricious regime, the annual variations going from 800 to 1,700 mm (ROMUALD-ROBERT, 1961). The pluviometry is divided among both rainy seasons without any connection between them.

The important modifications in the climate, increase of hygrometrical and thermal variations during the day, characterize the dry season during the harmattan period, the harmattan being a dry wind which blows from the northeast; these modifications do have repercussions on the ecological behaviour of different groups of insects as well as on the dynamic of populations (DUVIARD, 1971).

#### Phytogeography

The representative vegetation of the zone we are dealing with is still the guinean savannah but the numerous clearings lead to a rapid degeneration of the original flora.

Scraps of forest, more or less damaged, persist in the interfluvies and on tablelands. The forest is replaced by a wooded and shrubby savannah, the low vegetation is dense and heterogeneous (GUILLAUMET, 1967). Around the urban centres and in the areas where the density of human population is very high, this woody savannah is more and more deteriorated. GUILLAUMET and ADJANOHOUN (1971) give of this landscape the following definition: « Zone cultivée sur ancienne savane arborée et arbustive à *Panicum phragmitoides* » (1).

Concerning the Malvales, to which the *Earias* are pledged to, DUVIARD (1971) studied their importance precisely in the environment as ours — the savannah — and draw a first list we completed (COUILLON, 1978).

The Malvales are well represented in natural vegetation but the distribution of species varies according to environments: arborescent species are confined to semi-deciduous forests when the bushy or herbaceous species are grouped together in areas of savannahs liable to flooding, the dry areas of savannahs seem only favorable to *Sterculia setigera*.

DUVIARD also joints out, after a comparative study about the phenology of various species of Malvales found in our region, that there is a period deprived of « flowering and fructification » during the months of april, may and june whereas flowers and fruits can meet during the rest of the year. This phe-

nomenon cannot have any effect on the behaviour of the *Earias*: moving of the insect, choice of the sites of laying, feeding of the caterpillars.

#### The cotton plant: its growing in Ivory Coast

LAGIERE (1966): « Le cotonnier est, de nature, une plante vivace et bien peu de variétés cultivées sont réellement annuelles » (2). During the annual cultivation the plant carries out a cycle of vegetation according to climates and varieties of 130 and 210 days — an average of 170 to 180 days.

If the cycle of cotton is carried out during optimal climatic conditions (vegetative, flower-bearing and fructiferous stages during the rainy season and maturation at the beginning of the dry season) and if the phytosanitary protection has been sufficiently effective for cotton to express the major part of its potential of reproduction, the plant dries out and dies.

In one of the contrary instances, the plant can continue to vegetate, and even produce new shoots and flowers for a few months, then continuing to lodge of its depredators (especially larvae of the *Earias*).

In Ivory Coast, the cotton growing practically non-existent before 1953, covers nowadays approximately 125,000 hectares with an average yield of cotton-seed of about 1,100 kg/ha.

This cultivation spreads out on the northern half of Ivory Coast between latitudes 7 and 11: its southern limit coincides with the end of the woody savannah and the beginning of forest: in the north, this cultivation is carried out in borderlands; Mali, Upper Volta. Because of its distribution in latitude over more than four hundred kilometers, the cotton growing is spread out, from north to south, in the zones where there is one then two rainy seasons. The consequence is a variation in the dates of sowing which spread out over more than two months and a half:

— in the north, the cotton is sown at the beginning of june and picked in october and november;

— in the more south areas, the sowing period is in august, and sometimes, at the beginning of september and the pickings may last till the end of january.

Finally, cotton plants are not always destroyed, in spite of the phytosanitary recommendations, after the last crops, but remain on the fields for one, two or several months, going on lodging depredators which can always find their feeding on their main host-plant.

### FIRST PART

#### SEASONAL VARIATIONS ABOUT THE RELATIVE IMPORTANCE OF BOTH SPECIES

The geographical distribution areas of *E. insulana* and *E. biplaga* in Africa are not completely superposable and when both species are present in a same place, their relative importance varies according to the seasons.

These two facts express a difference in their "ecological valency" (KUHNELT, 1969), i.e., a difference in their tolerance towards the climatic factors.

*E. biplaga* appears as a steno-ecological species, which possesses narrower limits of tolerance than those accepted by *E. insulana* and consequently lives in environments presenting lower variations of the climatic factors.

In Bouaké, where both species coexist in various proportions according to the seasons, we applied ourselves to study and precise the importance of the different climatic factors.

It was necessary to confirm or invalidate the importance of the humidity factor very often put forward to explain the differences in the behaviour of both species.

Still we know the proper role of each of the main climatic factors: temperature and humidity, it is possible:

— to have a better understanding about the distribution of species;

— to explain the development of these insects' annual cycle.

#### Cycle of the *Earias* in Bouaké (Ivory-Coast)

Most of the cotton varieties which are cultivated behave as annual plants which cycle, according to the climatic conditions or the way of cultivation, generally never exceeds six months.

In Bouaké, the cotton growing is performed between july and january.

We can notice, by the end of august or at the beginning of september, before the flowering, the first attacks on the plant which prove the presence of the pest larvae. The first invasions of cotton plant by the *Earias* can thus occur thirty or

forty days after the emergence. Then there is locally no important multiplication of the insect before the end of october or at the beginning of november. It is only from november, then in the course of december and january, that we can record the greatest number of larvae on cotton plants. The *Earias* can thus develop on cotton, in Bouaké, between mid-august and january. Theorically, during this period, five generations can succeed one another but in reality, as a result of a progressive invasion of the fields by the adults, and a spacing out of layings, we have an overlapping of generations from the start.

When the plants, after the last crops, contrary to the recommendations, are not uprooted and burnt and that the climatic conditions are propitious to the growth of vegetation, an additional generation can develop during the months of february and march.

These data, which are valid for the region of Bouaké, are moved in time, either forward for the northern parts of the cotton cultivated area in Ivory Coast or delayed in the southern zones bordering the forestry regions.

If the *Earias* can be sheltered by cotton plants during the main part of the plant vegetation cycle, the proportion of *E. biplaga* species compared to *E. insulana* varies during this period.

During the rainy season, when the plant is growing, and the main part of the flowering and fructification of cotton takes place, *E. biplaga* is the most numerous species. Then, the *E. biplaga* and *E. insulana* populations come into equilibrium during the months of november and december which correspond to the off season, then *E. insulana* is dominant; *E. biplaga* can even completely disappear at the time of the maturation and dehiscence of capsules which coincide with the settling of the dry season.

Beside the facts we know and reported above which are immediately useful for the protection of crops, several questions must be considered:

— where do the first adults come from, looking for a new

(1) « region which is cultivated on a previously woody and shrubby savannah of *Panicum phragmitoides* ».

(2) « cotton is, naturally, a perennial plant, and few cultivated varieties are really annual ».



available habitat, which ensure the colonization of cotton plants?

- from local host plants on which *Earias* could have survived during the cotton "off season"?
  - from host plants growing in another region, which climate could be more propitious to the survival of species, and this thanks to a more or less remote migration?
- are the *Earias* able to survive high temperatures and long periods of dryness which are the normal features of the "dry season", especially during the harmattan period?

If it is admitted that the *Earias* do not present any symptom of real diapause, we know enough cases when extreme conditions of temperatures (cold or heat) provoke a quiescence at the nymphal stage (COUILLAUD, 1963, 1970; COUILLAUD and DAESCHNER, 1971). This quiescence could perhaps enable the insect to wait for the return of a favourable season.

Some explanations are put forward for two different countries:

- North Africa: LE GALL (1972) specifies that the *Earias* spend the cotton off-season on secondary host plants; the invasion of cotton plantations is accomplished by migration of the adults from these self-sown Malvaceae: at the end of the cultivation, the evolution of *Earias* goes on at the same time on cotton and these secondary host plants.

If this explanation can retain a certain validity in tropical areas, it cannot be applied generally to the pre-sahelian zones where the Malvaceae host-plants, even perennial, are just like cotton, deprived of "flowering and fructification" at least for two months. They thus lose their appetitive feature for the *Earias* and their feeding role towards larvae.

- Sudan (Mali): DUGAST (1949) thinks that a certain number of larvae of the last generations on cotton would survive during the dry season, after the cotton season and serve as starting point for the first generation of the next cotton season; the author does not precise neither where nor how it would be possible. Only *E. insulana* very often remains by the end of the cotton vegetation cycle when the attacks at the beginning of the next cotton year, five months later, are due to *E. biplaga*; this implies a necessary succession of species.

After having, throughout this chapter, specified the reactions of each of the two *Earias* species towards temperature and hygrometry, we will be able to give complementary explanations or formulate some hypotheses concerning the development of these insects cycle and the succession of both species in time.

### Result of the observations

The observations were carried out, during the cotton season, for twenty two months spread over 1971-1972 and 1974-1975.

### Methodology

During these periods we made, on crops, almost daily collections of different instars of spiny bollworms.

The number of larvae we picked each time could vary from a few kinds to more than thirty according to the level of population. The collecting of larvae requires plenty of time, demanding the examination on site of flowers and the gathering followed by the shelling of the still green fructiferous organs for the research and identification of the larvae responsible for the damages.

The larvae we collected were bred individually on young bolls of cotton, in an open air insectarium which conditions of temperature, humidity and lighting were very close to those of the external environment.

More than five thousand imagoes were thus obtained; for each of them the observations were about:

- the species;
- the variety within the species and, eventually, the abnormal types;
- the sex.

### Report of the results

The results of the observations concerning the importance of both species are grouped together in table 1.

The important variations we noticed about the percentage of the two species *E. biplaga* and *E. insulana* are illustrated for two periods, the first one is of ten months, the second one is of eight consecutive months, in diagrams 3 and 3 bis.

The variations about the proportion of both species follow the course of the seasonal annual cycle: dry and rainy seasons with some phase differences from a year to another due to the proper climatic characteristics of each year:

- from January, during the long dry season, to March, as maximum temperatures are over 32°C, *E. insulana* is almost the only present species;
- first rainy season, from April to June: *E. biplaga* appears

and multiplies whereas at the same time the number of *E. insulana* decreases;

- small dry season in July and August: we do not have any observation for these months, but this period does not seem to be unfavourable to the multiplication of *E. biplaga* we find again very numerous in September. Indeed, during this small dry season, the rain does not stop completely, the relative humidity stays high with maximum temperatures lower than 29°C;

- during the second rainy season, from the end of August to the settling of the dry season, with an increase of maximal temperatures in December and January, *E. biplaga* remains the predominant species, *E. insulana* does not represent more than 20 to 30% of the whole population.

So, we tried to find out connections between the proportion of both species and the different values of the main climatic factors during the months our observations were carried out.

### Mathematical interpretations

#### Variables

We held eight factors among the different climatic data recorded on the meteorological post of the Station Centrale in Bouaké.

These factors are the following:

- temperatures (maximum, minimum, average);
- hygrometrical degree of air (at 6 a.m., 12 a.m. and 6 p.m. GMT and the diurnal mean 12 a.m. - 6 p.m.);
- evaporation (PICHE).

The numerical values of these climatic data concerning the twenty two months we are interested in, are reported in table 2.

Moreover, calculations have been done from the angular transformations of percentage (BLISS) which correspond to the proportion of the *E. biplaga* species compared to *E. insulana* (table 1).

#### Correlations

We searched for the existence of a possible correlation between the proportion of the *E. biplaga* species compared to *E. insulana* and the different climatic factors we held.

- The correlations are highly significant with:

- the maximal temperatures  $r = -0.837^{**}$
- the mean temperature  $r = -0.772^{**}$
- the hygrometry at 6 p.m.  $r = +0.666^{**}$
- the diurnal hygrometry  $r = +0.624^{**}$   
(12 a.m. - 6 p.m.)
- the hygrometry at 12 a.m.  $r = +0.562^{**}$
- the evaporation  $r = -0.678^{**}$

- The correlation is significant with:

- the hygrometry at 6 a.m.  $r = +0.507^*$

- There is no correlation with the minimum temperature.

So, the best correlations are obtained with the maximal temperature and the hygrometrical degree of air at 6 p.m.: the proportion of *E. biplaga* is decreasing when the maximal temperature is increasing; however, the proportion of *E. biplaga* increases at the same time as the hygrometrical degree of air.

Among the different climatic factors, the diurnal values (maximum temperature, humidity at 6 p.m. then at 12 a.m., evaporation) which amplitude of variations in the course of the year is far more important than the nocturnal ones (minimum temperature, humidity at 6 a.m.) give the best explanation about the modifications in the proportion of both species.

Diagrams 4 and 5 represent the straight lines of regression and the range of spots corresponding to monthly observations, in the case of the most important correlations.

We found it useful to inquire, thanks to a multiple correlation:

- firstly, into a more precise estimation about the importance of the two explanatory variables: relative maximal temperature and humidity at 6 p.m.;

- secondly, into a possible estimation or prediction about the proportion of species, more accurate than the one we would obtain in case of a simple regression from only one factor.

The calculations thus carried out permit us to ascertain:

- The regression plane equation of the *E. biplaga* percentage (Z), according to the maximal temperature (V) and the relative humidity at 6 p.m. (t):

$$Z = -12.4 V - 0.16 t + 443.8.$$

With this equation, we can calculate a theoretical value of the *E. biplaga* species proportion when we know V and t.

- The equation of the AB straight line according to the same variables V and t, calculated just as the proportion of *E. biplaga* is getting zero:

$$V = -0.013 t + 33.85.$$

With this equation we can calculate one of the factors if we know the other as far as the equation is defined, i.e., for

values of V and t contained between those which correspond to the coordinates of points A and B.

Above 34.5° C, the proportion of *E. biplaga* equals to zero, whatever the highness of the relative humidity could be; in actual practice, this critical maximal temperature proves to be slightly lower.

— The whole calculations allows us to draw some conclusions.

#### Conclusions

— The comparison between the mean squares of the differences marks that three-quarters of the variations of the *E. biplaga* proportion compared to *E. insulana* are really explained by the variations of temperature and humidity of air. It is a very good proportion.

— The comparison between the simple regression coefficients and multiple regression coefficient as also the significance test of the partial regression coefficients show that the part played by temperature is dominant in the multiple correlation when the part played by the hygrometrical degree of air is practically nothing.

Diagram 6 represents the regression plane and the position, in relation to this plane, of the different monthly values we observed; this diagram illustrates the difference of importance between both factors.

The simple correlations which were separately established, either with the maximal temperature or relative humidity at 6 p.m. are highly significant, these both factors being related together ( $r = -0.83^{**}$ ), but the interest which lies in the multiple correlation is to dissociate and estimate the influence of each factor.

In fact, the hygrometrical state of air — until now considered as the determining element for the presence of *E. biplaga* — must only be a less important correlative factor or a secondary restrictive factor.

On the other hand, maximal temperatures represent the limiting factor. Temperatures such as 31-32° C are already critical for *E. biplaga* which populations represent only 50% of the whole population of *Earias*. Above 33° C, *E. biplaga* disappears when the behaviour of *E. insulana* does not seem to be affected.

#### Interpretation of the results, discussion

The factors which condition the absence, the simple presence or the proliferation of an organism can be grouped together into three categories: the physical factors which compose the climate, "the edaphic factors" which are the particulars of a substrate-environment and the "biotic factors" which represent the proper reactions of an organism.

When we started our study we thought we would only focus our researches on physical factors; the importance of edaphic factors and among them, essentially, the part played by host-plants (cotton plant, wild self-sown plants) appeared during our research about a better understanding of the annual cycle development of insects. Finally, explanations concerning the dynamic of populations are also to be searched for in the observations about the biotic factors (reproductions, fertility of females, NGUYEN-BAN, 1977).

The use of mathematical methods in order to have a better appraising of the part played by each of the main climatic factors or to try to define some limiting values of these very factors, compels us to make some comments:

— the observations which were carried out for twenty-two months in a given area (Bouaké, Ivory Coast) revealed very important variations about the number of each species we studied. However, we cannot assert that there is a complete disappearance or elimination of one of them in favor of the other at one time in the course of the year; but we can logically think that such a phenomenon may occur in a certain latitude;

— the accuracy we would be tempted to give to certain limiting values of climatic factors, after a mathematical interpretation of the results, must be tempered.

Indeed, if it is relatively easy to reveal a determining factor, "master factor" (KUNHELT, 1969), it is, on the other hand, often difficult to assess exactly its effects within the combination of the entire factors which intervene on the system. And when certain limits for a given factor are precised, these measures only have a value for a well determined intensity of all other factors; as soon as the intensity of one of them changes, the limiting values of the factor which is studied are also changed.

We will successively consider, taking into account the fact that we showed the greater importance of maximal temperatures with regard to hygrometry in the explanation of the differences of population between *E. insulana* and *E. biplaga*, the geographical distribution of both species and the fluctuations

in their population, in the course of the year, on cotton plantations.

#### Temperature, humidity and geographical distribution of species

Both species have different thermal needs:

— *E. insulana* multiplies and its development cycle is carried out normally as long as maximal temperatures stay lower than 40° C. its activity stops when these temperatures get close to 45° C.

Moreover, there is the possibility, at the nymphal instar, of a resistance to extreme temperatures, either very low or very high, from — 10° C to 52° C if the exposures to these temperatures are relatively short.

The precise values of the limits of the tolerance zone of temperatures — zones in which the development can go on without any hindrance — are not known, as the rearing within conditioned rooms was impossible; these limits are at least 19° C-26° C (rearing *in vitro*, PLANES, 1948, quoted by LE GALL, 1972); they must in fact be for more distant in view of the climatic conditions of the countries in which *E. insulana* remains endemic.

The behaviour of *E. insulana* towards temperatures makes it an eurythermic species.

— On the contrary, *E. biplaga* does not withstand maximal temperatures higher than 32° C; our observations prove that fact. NGUYEN-BAN (1977) shows that the zone of temperature which is favorable to the reproduction of this species is situated in a narrow margin from 18° C to 25° C and that a high hygrometry, 80% to 90% H.R., is also desirable.

The relative humidity of air could really constitute a restrictive factor within the very thermal tolerance zone. The highest hygrometries would be beneficial, if not essential to *E. biplaga* when *E. insulana*, hardest species, would adapt to a lower hygrometry and would even be disturbed by the higher relative humidities.

Taking these elements into account, we can try to explain the distribution of both species in Africa, in the south of Sahara and the exclusive presence of *E. insulana* around the Mediterranean Basin.

In Africa, between latitudes 5 and 15 north and very likely in the south of equator down to the province of Cape, while we pass from a humid dominant to a dry dominant, we, in fact, advance towards regions where the insolation is longer and temperatures higher and higher, passing thus from the ecological optimum of *E. biplaga* to the ecological optimum of *E. insulana*:

— in forestry humid zones, which have a semi-equatorial climate, temperatures, all along the year, are never higher than 29° C-30° C and the relative humidity remains high. We only find *E. biplaga* which lives in cacao plantations and certainly on wild Malvaceae;

— going back north, in tropical zones which have a contrasted climate with four or two seasons, we are in a sympatrical zone; both species coexist as insect pests of the cotton plants but the catchings reveal that their proportion varies according to the seasons;

— in the northern zones, *E. biplaga* is only found at the beginning of the cycle of vegetation of cotton, i.e., during the short period of rain when temperatures are still relatively low and humidity high. The rest of the time, as temperatures stay usually higher than 32° C or 33° C for many months in these sudanean type climates, *E. insulana* becomes more important and completely overshadows *E. biplaga*;

— in the countries situated around the Mediterranean sea, in the Near and Middle East, we only find *E. insulana*. The maximal temperatures which were observed in these countries — very often linked to a dryness which is a characteristic of these climates — exceed, during periods of various length, the thermal optimum of *E. biplaga*.

But, can this fact alone explain the absence of *E. biplaga*? Even if we suppose that maximal temperatures lead, for one or two successive generations, to a drastic reduction of the populations, we cannot assert that any survival is impossible thanks, in particular, to a prolonged quiescence at the nymphal stage with less unfavourable micro-climates.

We know that *E. biplaga* is a species which only thrives with low thermal amplitudes; we can then suppose that, apart from a limitation due to maximal temperatures, the minimum temperatures in the countries where only *E. insulana* exists constitute, at a different time of the year, another limiting factor, if not an obstacle to the permanent existence of the species.

Let us finally point out that contingent recolonization of the Mediterranean, Near and Middle eastern regions by emigration of *E. biplaga* from regions where the species permanently lives, are impossible because of the existence, between both re-



regions, of broad desert areas mortal to a delicate species because of its needs.

The observations we carried out in Africa must be connected to the observations of HAKOON-KHAN (1945), which were performed on *E. fabia* and *E. insulana* in India. For this author, *E. fabia* would be, in India, spread out on a reduced area corresponding to a humid and moderate climate when *E. insulana* would bear harder and various climatic conditions. We obtain, from another continent, corroboration of the more "physiological plasticity" of *E. insulana* and we can, on the other hand, suppose that there is an important analogy in the demands and behaviour of *E. biplaga* and *E. fabia*.

#### Infestation of cotton plants and succession of species in the crops

Cotton plants can lodge the *Earias* for a period going from six to seven months. According to the latitude, the position of this period in the course of the year can be moved of a few months; in Bouaké it stretches out between the end of august and the months of january-february. The cotton off-season would last at least five months. In fact, the grading in the dates of sowing in a same zone and the delays caused by the uprooting of cotton plants after the crops noticeably increase the length of the period during which the *Earias* can live on cotton plant.

Cotton plantations are, at first, infested by *E. biplaga* during the rainy season and the vegetative, flowering and fruit-bearing stages of the plant. When the rains stop, during the maturation and dehiscence periods of bolls, *E. insulana* progressively takes the place of *E. biplaga*.

Diagram 7 groups together the different elements which intervene in the cycle of development of *Earias* in Bouaké.

We are going, taking into account the conclusions we established about the parts played by temperature and humidity, to try to explain the development of the annual cycle of *Earias* in the sympatric zones, Bouaké being a representative site. We will be lead to formulate some hypotheses by pointing out the fact that probably, there is never only one valid explanation but may be several ones simultaneously.

— *Earias biplaga* always lives in forest zones where it finds its ecological optimum all along the year, living, among other things, in a endemic state in cacao plantations. The adults could go back north each year with the winds blowing from the south-west, at the same time as the intertropical front (I.T.F.), colonizing as they are progressing, the self-sown Malvaceae, then migrating on cotton when the latter would have reached a receptive stage for the insect. *E. biplaga* would thus arrive with the rainy season; we can suppose that on wild Malvaceae as well as on cotton plants, before the flowering and fructification, the larvae can subsist on fleshy tissues such as the parenchyma of young leaves, the tissues of the extremity of stems, precisely produced or elaborated at that moment, when vegetation starts growing again.

Several authors reported and studied, on other insects, cases of migrations linked to the movements of the intertropical front: BOWDEN (1975), BOWDEN and GIBBS (1973): Orthoptera and various Lepidoptera; BROWN and coll. (1979): Lep. Noctuidae, *Spodoptera exempta*; DUVAL (1974): Hem. Pyrrhocoridae, *Dysdercus* spp.

Once the colonization of cotton plants is fulfilled, *E. biplaga* persists till the end of the rainy season.

The arrival of the dry season and, more precisely, the settling, some time later, of the "harmattan" period with the important changes in the climatic factors which ensue from that settling (important insulations going together with maximal temperatures higher than 32°C, high evaporation with diurnal relative humidities which can fall below 20%) lead to a decreasing in the population of *E. biplaga* and makes possible, at least certain years, the local disappearance of the species till the return of the next rainy season.

NGUYEN-BAN (1977) explains the perceptible fluctuations of the

*E. biplaga* populations on cacao plantations in the humid tropical forestry zones on the one hand by the modifications of the proportion between the total number of productive and sterile females within the species, and, on the other hand, by perturbations to the level of the gametogenesis (ovocytary degeneration) in fertile females, these two phenomena remaining submitted to the modifications of optimal climatic conditions. When we know that the amplitude of thermal and hygrometrical variations is relatively not very important in humid forestry regions, such explanations would be still more plausible under contrasted climates such as the climate of Bouaké.

We will admit that according to the more or less important rigor the climatic factors of the dry season will present for *E. biplaga*, two possibilities could exist for the insect to be able to multiply when the climatic conditions are favourable: — local survival ensured in a certainly limited number and made possible thanks to the extension of the nymphal period of pupae which come from the last generation on cotton;

— after the local disappearance of the species, recolonization of self-sown Malvaceae thanks to migrations from the humid forestry zones to drier regions of savannah, migrations linked to the "ascendings" of the intertropical front.

— *Earias insulana*, "eury-ecological" species which is hardier, adapts to maximal temperatures higher than 32°C and can go on multiplying during the dry season, after the uprooting of cotton plants, if it finds host-plants provided with flowers and fruits. We can suppose that, in northern regions, in the south of the sahelian border, where the disappearance of any squares or vegetal tissues which is edible by the insects is usual during the few months of dry season, *E. insulana* remains at the nymphal instar till the return of the normal starting again vegetal conditions.

Let us point out that *E. insulana* does not have, as *E. biplaga* does, a "biotical" zone which can be used as starting point for the re-colonization of "Pejus" zones (zone where the intensity of factors reaches the limits which are admitted by the species) but that it remains in its zone of tolerance, its development simply being subdued locally to the modifications of the climatic conditions or, to the consequences of these modifications on vegetation. *E. insulana* has no need to migrate.

*E. insulana* does not multiply a lot during the rainy seasons and will only, far later, invade the cotton plants, after *E. biplaga*, when the typical climatic conditions of the rainy season are reduced. We are thus led to suppose that the high hygrometries which are favourable to *E. biplaga* if maximal temperatures do not rise above 31°-32°C, are a bridge, an obstacle to the multiplication of *E. insulana*.

We could thus explain, on the one hand, the development of *E. insulana* two or three months later than *E. biplaga* in cotton plantations, and, on the other hand, its non-existence in the subequatorial or tropical humid zones.

As a conclusion, we can state positively that both species we studied present a different physiological plasticity.

— *E. biplaga*, species which has a low ecological valence, meets propice conditions to its existence in forestry regions characterized by a guinean climate with a reduced amplitude of the thermal variations and a high hygrometry; the presence of this species in regions of savannah is only possible if the climatic conditions of these regions get temporarily close to those of tropical humid regions and suppose, at least in the northern regions, an annual recolonization by a migration linked to the movements of the intertropical front.

— *E. insulana* is eurythermal, hence its larger surface of geographical distribution: its tolerance however reduced as regard high hygrometries explains that this species is non-existent in the *E. biplaga* usual zones of habitat and that, in the sympatric zones, there is no temporal coincidence in the proliferation of both species.

(To be continued).

#### RESUMEN

Las observaciones realizadas durante varios años en medio natural permiten definir las preferencias climáticas de cada especie: *E. insulana*, eutermoda, parece ser mucho más rústica que *E. biplaga* que sólo posee una pequeña valencia ecológica.

El reparto espacial pero también temporal en las zonas de simpatria de cada especie se explica entonces en función de las variaciones de los principales factores climáticos. Las temperaturas elevadas representan un límite para la extensión del área geográfica de *E. biplaga*: sin embargo, esta especie puede, a partir de su zona biótica, volver a colonizar todos los años ciertas regiones, cuando las modificaciones de sus condiciones climáticas se hacen en un sentido favorable: disminución de las temperaturas máximas correlativa a la instalación de la estación de las lluvias.

Por el contrario, *E. insulana* no se acomoda de las fuertes higrometrías características, con las pequeñas diferencias de temperatura de las zonas

bióticas de *E. biplaga*, lo cual explica su ausencia de la regiones forestales ecuatoriales.

El polimorfismo estacional está regido también por las variaciones de los factores climáticos y entre ellos el papel del grado higrométrico del aire aparece como un factor esencial. Para cada especie ubicada en sus condiciones óptimas de temperatura y humedad, existe una forma característica: las variaciones estacionales, que parecen ser más bien variaciones adaptativas, aparecen cuando las condiciones de vida se hacen más difíciles, principalmente en el caso de una disminución sensible y prolongada de la humedad del aire, durante la estación seca, por ejemplo. Las mayores modificaciones del «habitus» que aparecen, por ejemplo, en el tipo de estación seca, se observan con mayor rapidez en *E. biplaga* cuya «zona de tolerancia» es más estrecha. Este polimorfismo parece ser fenotípico y no la expresión de una variabilidad existente en el interior de cada especie.